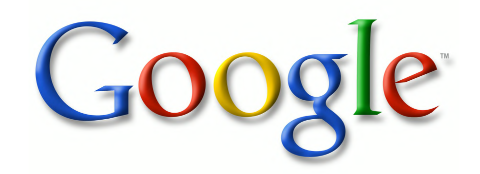
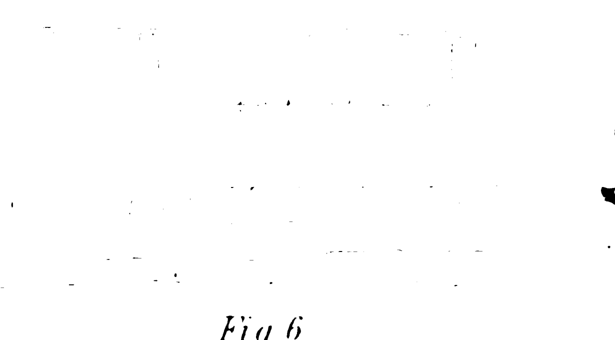
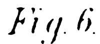
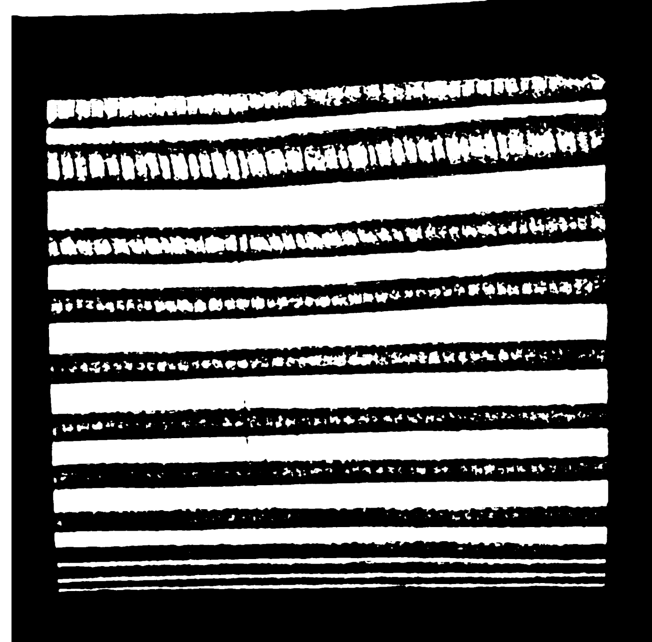


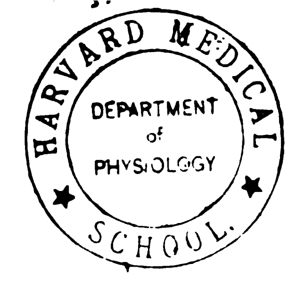








Zeitschrift für allgemeine Physiologie



Zeitschrift

für

Allgemeine Physiologie

Herausgegeben von

Max Verworn
Professor der Physiologie und Direktor des physiologischen Instituts an der Universität Göttingen

Zweiter Band

Mit 6 Tafeln, 2 Kurven und 122 Abbildungen im Text



Jena
Verlag von Gustav Fischer
1903

Inhalt.

A. Originalarbeiten.

B. Referate.

Rudolph Virchow †.

Ein Fürst von Geistes Gnaden hat die Augen geschlossen. Ein Führer im Kampfe um Licht und Wahrheit ist eingegangen zum ewigen Frieden. RUDOLPH VIRCHOW ist tot. Er, der Unermüdliche, dessen Arbeitskraft nie zu versagen schien, hat sich niedergelegt zur ewigen Ruhe. Er, dessen Arbeit den Problemen des Lebens und des Todes gewidmet war, ist nach unermeßlich reichem Leben eingezogen in das Schattenreich des Todes, nachdem ihn die Mitwelt noch vor kurzem in treuer Dankbarkeit für sein Lebenswerk mit Ehren überhäuft hatte, wie sie nur selten gekrönten Fürsten während ihres Lebens zu teil geworden sind.

Die äußeren Daten von VIRCHOW's Leben sind genugsam bekannt. Tageszeitungen und Monatsblätter, wissenschaftliche und politische Zeitschriften haben zu seinem achtzigsten Geburtstag und jetzt wieder in diesen Tagen ausführliche Biographieen von ihm gebracht.

In dem kleinen pommerschen Städtchen Schievelbein geboren und erzogen, ging RUDOLPH VIRCHOW nach Beendigung seiner Schulbildung nach Berlin, um als Zögling der „Pepinière" Medizin zu studieren. Das Schicksal führte ihn hier einem Lehrer zu, von dem man fast sagen möchte, daß er durch seine Lehren aus fähigen Schülern mit einer gewissen Naturnotwendigkeit hervorragende Forscher machen mußte, das war JOHANNES MÜLLER. — Auch HELMHOLTZ, DU BOIS-REYMOND, BRÜCKE, SCHWANN, HENLE, REMAK, TRAUBE, MAX SCHULTZE, LIEBERKÜHN, H. NASSE, MIESCHER, HAECKEL, H. MUNK, PFLÜGER und viele andere bekannte Biologen waren MÜLLER's Schüler. Der junge VIRCHOW hatte das unvergleichliche Glück, vom Beginn seiner medizinischen Studien an fast ohne Unterbrechung bis zu MÜLLER's Tode in seiner nächsten Nähe zu sein. In seiner Gedächtnisrede auf den geliebten Meister schildert er das selbst: „Nicht Vielen war es vergönnt, wie mir, in

jedem wichtigen Abschnitte der eigenen Entwickelung sich an der Seite unseres Meisters zu sehen. Seine Hand war es, die die ersten Schritte des medizinischen Lehrlings leitete; sein Wort war es, das mir die Doktorwürde zusprach; von dieser Stätte, von der jetzt sein kaltes Bild auf uns herniederblickt, durfte ich in sein warmes Auge schauen, als ich, wieder unter seinem Dekanat, meine öffentliche Vorlesung als Privatdocent hielt. Aus der großen Zahl seiner Schüler war ich der einzige, der, auf seinen eigenen Vorschlag, neben ihm im engeren Kreise der Fakultät zu sitzen berufen war, dem er einen wichtigen Teil seines alten Gebietes freiwillig überließ." Eine bessere Schule für einen Biologen war gar nicht denkbar.

Im Jahre 1848 machte VIRCHOW im Auftrage des Kultusministeriums eine Reise zum Studium der Hungertyphus-Epidemie nach Oberschlesien. Diese Reise wurde grundlegend für die Entwickelung seiner sozialen und politischen Interessen, denn er fand hier zum ersten Male Gelegenheit, für die Fülle von Elend, die er sah, durch seine auf die Hebung der Volkswohlfahrt abzielenden Vorschläge Milderung und Linderung bei der Regierung anzuregen. Seine Beteiligung an den politischen Interessen des Revolutionsjahres brachte ihn indessen um seine Stellung als Privatdocent in Berlin, ein Verlust, der ihm freilich schnell durch seine unmittelbare Berufung als ordentlicher Professor der pathologischen Anatomie nach Würzburg ersetzt wurde. Sieben Jahre gehörte er letzterer Hochschule an, deren medizinischen Ruhm er zu seiner höchsten Blüte brachte. Dann, im Jahre 1856, wurde er auf Betreiben JOHANNES MÜLLER's als Professor der allgemeinen Pathologie und pathologischen Anatomie und zugleich als Direktor des neuen pathologischen Instituts nach Berlin zurückberufen, wo er bis zu seinem Tode in dieser Stellung verblieb. Waren die sieben Würzburger Jahre Jahre intensivster Konzentration gewesen, in denen er durch epochemachende Arbeiten den Grund gelegt hatte zu bedeutungsvoller Entwickelung, so begann mit seiner Berliner Thätigkeit die Zeit unvergleichlich fruchtbarer und vielseitiger Expansion. In Berlin schuf er die Basis der modernen Medizin durch seine „Cellularpathologie". Hier gab er der prähistorisch-anthropologischen Forschung einen mächtigen Impuls durch unermüdliche eigene Arbeit auf allen Seiten dieses ungeheuren Gebietes und durch die wunderbare Klarheit, mit der er kritisch die schwierigen Probleme dieser Wissenschaft zu beleuchten und zu formulieren verstand. Hier bethätigte er sich in umfassendstem Maße an den Einrichtungen der öffentlichen Volks-

wohlfahrt, und es ist kaum zu übersehen, was ihm in dieser Beziehung besonders seine zweite Heimat, die Stadt Berlin, verdankt. Hier fand er endlich das Feld für eine ausgedehnte politische Wirksamkeit.

VIRCHOW war ein universeller Geist, dem es ein unstillbares Bedürfnis war, sich auf den verschiedenartigsten Gebieten des menschlichen Lebens schöpferisch zu bethätigen. Daß er das bis in das letzte Jahr seines Lebens durchführen konnte, ermöglichte ihm nur eine seltene Kombination von körperlichen und geistigen Fähigkeiten. Seine Arbeitskraft war enorm. Es schien manchmal, als ob er den Schlaf fast ganz entbehren könnte. Ein geradezu staunenswertes Gedächtnis für Menschen und Dinge kam ihm bei der Vielseitigkeit seiner Interessen außerordentlich zu statten. Dabei war er eine durch und durch gründliche Natur, die bei allem, was ihr Interesse erweckte, bis zu den feinsten Einzelheiten hinabstieg, alles vorsichtig analysierend, alles sachlich erwägend. Der Kriticismus war vielleicht sein hervorstechendster Charakterzug, der nicht selten sogar in destruktiven Skepticismus überzugehen drohte oder in beißender Ironie sich entlud. Dieser Zug hat manches Mißverständnis über seine wirklichen Anschauungen hervorgerufen, er hat ihm manche Feindschaft erweckt und mancher temperamentvolle Gegner hat sich zu ungerechten Vorwürfen hinreißen lassen, wenn er gegen VIRCHOW's immer ruhige, immer leidenschaftslose, immer sachliche, aber bisweilen fast nörgelnde Kritik zu kämpfen hatte. Wer aber VIRCHOW besser kannte, der wußte, daß bei aller Kritik, die er übte, ihm stets nur Ein Ziel vor Augen stand: die Ermittelung der Wahrheit! Das Streben nach Wahrheit in allem, was seinen regen Geist beschäftigte, leitete ihn in seinem ganzen Thun und Denken als Forscher, als Praktiker, als Politiker. Und was er einmal als recht und wahr erkannte, das vertrat er mit unbeugsamem Rückgrat und ohne die mindeste Rücksicht auf sich und Andere. „Es giebt keine höhere Treue als die gegen das Recht und kein höheres Recht als das der Wahrheit“, schrieb er als junger Professor unter sein Bild, und er hat die Treue gehalten bis in den Tod.

Als VIRCHOW sich seinen ersten Studien in Berlin widmete, waren eben zwei Werke erschienen, die von tief einschneidender Bedeutung werden sollten für die ganze Entwickelung der biologischen Anschauungen: SCHLEIDEN's „Beiträge zur Phytogenesis“ 1838 und SCHWANN's „Mikroskopische Untersuchungen über die Uebereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und Pflanzen“ 1838. Der Körper aller Pflanzen und Tiere hatte sich

erwiesen als ein Gebäude aus mikroskopisch kleinen, prinzipiell gleichartigen, wenn auch äußerst mannigfach geformten Bausteinen, wie man sie längst als „Zellen“ aus dem Pflanzenreich kannte. Was für eine Fülle von wichtigen Konsequenzen ergab sich daraus! Und doch — wir verstehen das heute, wo uns das „cellulare Denken“ in Fleisch und Blut übergegangen ist, kaum noch — wie langsam und ganz allmählich nur sind diese Konsequenzen gezogen worden! Der Begriff der Zelle, die Vorstellungen von der Fortpflanzungsart derselben und viele Einzelheiten der Zellenlehre bedurften noch wichtiger Korrekturen. Die Zellenlehre, wie sie aus den Untersuchungen von SCHLEIDEN und SCHWANN hervorging, war noch weit entfernt davon, fertig zu sein. So wurde auch die eminente Bedeutung der Entdeckung erst nach und nach gewürdigt. Das Hauptinteresse erweckte der Fund von SCHLEIDEN und SCHWANN zunächst auf entwickelungsgeschichtlichem Gebiet. Erst viel später fing man an, die Konsequenzen zu berücksichtigen, die sich aus dem cellularen Bau für den erwachsenen Organismus und seine Lebensvorgänge ergaben. Erst 20 Jahre nach SCHLEIDEN's „Phytogenesis“ erschien VIRCHOW's „Cellularpathologie“!

Freilich hatte VIRCHOW schon vorher angefangen, die aus der Zellenlehre sich ergebenden Ideen für seine pathologischen Arbeiten zu verwerten. Seine cellularpathologischen Anschauungen entwickelten sich in seiner Würzburger Zeit, lange bevor er sie in seinem klassischen Werke zusammenfaßte, und auch andere Pathologen hatten bereits Mikroskop und Zellenlehre für ihre Forschungen dienstbar zu machen gesucht. So in den vierziger Jahren JOHN GOODSIR, den man als einen Vorläufer VIRCHOW's betrachtet hat, an dem VIRCHOW sogar Plagiat begangen haben sollte! Wie weit VIRCHOW von letzterem Vorwurf entfernt ist und wie sehr er sich bemühte GOODSIR's Verdienst hervorzuheben, zeigt folgende Bemerkung. In seiner ausgezeichneten Arbeit über „Ernährungseinheiten und Krankheitsheerde“ aus dem Jahre 1852, also 6 Jahre vor dem Erscheinen der „Cellularpathologie“ sagte er: „Ich habe geglaubt, die Originalität des Gedankens, daß auch noch die Zellen des entwickelten, nicht bloß die des in der Bildung begriffenen Körpers selbständiges Leben besitzen und relativ unabhängige Centren der Nutrition und Sekretion darstellen, GOODSIR zuschreiben zu müssen. Die Tragweite dieses Gedankens ist noch lange nicht abzusehen, zumal wenn man an die pathologischen Verhältnisse denkt; allein schon gegenwärtig können wir mit großer Bestimmtheit sagen, daß alle Anschauung über die elementaren Veränderungen der Teile bis

auf die einzelnen Gewebselemente, auf Zellen und Zellenderivate, wenn ich so sagen darf, auf Zellenterritorien zurückgeführt werden muß.“ Wenn man trotzdem VIRCHOW und nicht den schottischen Arzt heute als Begründer der Cellularpathologie betrachtet, so hat das denselben Grund, aus dem man als Begründer der Descendenztheorie nicht HERAKLIT und EMPEDOKLES ansieht, sondern LAMARCK und DARWIN. Das Wesentlichste ist die umfassende Begründung eines Gedankens und seine konsequente Durchführung. Die konsequente und allseitige Durchführung der Lehren von SCHLEIDEN und SCHWANN in der Pathologie aber ist das Verdienst von VIRCHOW. „Nach keiner Seite hin ist die alte Zellentheorie von SCHLEIDEN und SCHWANN so berechtigt, als gerade hier, und doch ist für die Vergleichung der entwickelten Zellen, der fertigen Gewebe, für die Physiologie und Pathologie der Vegetation noch relativ wenig geschehen, weil die Entwickelungsgeschichte alle Aufmerksamkeit absorbiert hatte“, sagt VIRCHOW in derselben Arbeit. Und VIRCHOW hat diesem Mangel in der Pathologie abgeholfen in so weitgehendem Maße, daß die ganze heutige Medizin auf der cellularpathologischen Basis steht, die ihr VIRCHOW gegeben hat. Daran ändert es auch nichts, wenn heute ein mehr nach äußerlichen Momenten urteilender Beobachter im Hinblick auf die Serumtherapie auf den Gedanken käme, daß die alten Zeiten wiederkehrten und daß die humoralpathologischen Anschauungen wieder in das medizinische Denken ihren Einzug hielten. Davon kann nicht die Rede sein, denn auch die Wirkungen aller Sera werden in erster und letzter Instanz immer bestimmt durch cellulare Reaktionen. Die cellularpathologische Denkweise wird immer den Ausgangspunkt aller medizinischen Vorstellungen bilden müssen.

Die cellular*pathologische* Denkweise setzt aber auch ein cellular*physiologisches* Denken voraus, wie VIRCHOW das bereits seit seinen frühesten Arbeiten betont hat. Allein VIRCHOW selbst fand keine Entwickelung der Physiologie vor im Sinne der Lehren von SCHLEIDEN und SCHWANN und so mußte er versuchen, sich provisorisch selbst gewisse cellularphysiologische Begriffe zu schaffen. Das hat er in seiner „Cellularpathologie“ sich bemüht zu thun. Eine ganze Reihe von allgemein-physiologischen Begriffen, die für die Pathologie von Wichtigkeit sind, hat VIRCHOW in seinem genialen Werk dem cellularen Denken dienstbar zu machen gesucht. Die Begriffe des Reizes, der Reizbarkeit, der Erregung, der Degeneration, der Nekrobiose, der Atrophie, des Tonus, der Atonie und zahllose andere sind von ihm in seiner klaren, kritischen Weise den Er-

fahrungen seiner Zeit gemäß präcisiert worden. Aber es hat doch wiederum sehr lange gedauert, bis die physiologische Forschung selbst an die Forderung VIRCHOW's angeknüpft und eine Vertiefung ihrer Anschauungen im cellularphysiologischen Sinne in Angriff genommen hat. Und doch war auch diese Konsequenz aus der Lehre von SCHLEIDEN und SCHWANN so logisch und klar! Wenn die Zelle das gemeinsame Bauelement aller Organismen ist, dann müssen die Ursachen der Lebenserscheinungen in den Zellen gelegen sein und die physiologische Forschung muß bis zu den Zellen vordringen, um die Lebensvorgänge zu analysieren.

Das lange Zurückbleiben der Cellularphysiologie ist der Grund geworden, weshalb die Pathologie sich seit VIRCHOW hauptsächlich in anatomischer Richtung entwickelt hat. Die heutige Pathologie, wenn sie sich mit dem Gewebeelementen beschäftigt, ist fast ausschließlich pathologische Morphologie, keine pathologische Physiologie. Das ist nicht VIRCHOW's Schuld. Der Grund liegt allein darin, daß die Physiologie der Pathologie keine cellular-physiologischen Vorstellungen lieferte. VIRCHOW hatte zwar sich selbst zu helfen gesucht und den Anfang gemacht; der Meister war da, aber die Schüler fehlten. Hier ist noch heute viel nachzuholen.

Eine allgemein biologische Frage, die VIRCHOW sowohl von Seiten seiner pathologischen, als auch von Seiten seiner anthropologischen Studien her mehrfach zu berühren Gelegenheit fand, war die Frage der Descendenz- und Selektionstheorie. Vielfach ist, besonders seit seiner Rede auf der 50. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in München, die Ansicht verbreitet, daß VIRCHOW ein entschiedener Gegner der Descendenz- und Selektionstheorie war. Man thut mit dieser Ansicht VIRCHOW Unrecht an. Mir scheint, daß auch diese mißverständliche Auffassung von VIRCHOW's wahrer Meinung nur durch die alles zernagende Kritik erweckt worden ist, mit der er vor einer mißbräuchlichen und unvorsichtigen Verwendung der entwickelungstheoretischen Ideen warnen zu sollen glaubte. Der Streit der sich im Anschluß an die Münchener Naturforscherversammlung zwischen VIRCHOW und HAECKEL entwickelte, ist bekannt. Es waren zwei in ihren Fundamenten total verschiedene Naturen, die hier aneinander gerieten und aus deren Gegensätzen sich eine Gegnerschaft psychologisch mit Notwendigkeit ergeben mußte in dem Augenblick, wo beide an einem Problem von so unabsehbarer Tragweite zusammenstießen, wie die Descendenzfrage. VIRCHOW, eine kühle, ängstlich vorsichtige, zurückhaltende Natur, HAECKEL

lebhaft, begeistert, mächtig vorwärtsdrängend; der eine hyperkritisch, negierend, in erster Linie destructiv vorgehend, der andere mit raschem Blick die letzten Konsequenzen ziehend und zu einem ästhetisch wirksamen Ganzen vereinigend; der eine unerbittlich prüfend und analysierend, der andere unbedenklich synthetisierend mit einem intensiven Bedürfnis nach einem abgerundeten Weltbilde. Das mußte zum Konflikt führen. Es ist kein Zweifel, daß VIRCHOW in seiner nicht nur ängstlich warnenden, sondern direkt zerbröckelnden Kritik und ätzenden Ironie des Ausdrucks hinsichtlich der Descendenzlehre zu weit gegangen ist, aber es ist ebenso unzweifelhaft, daß er in seiner persönlichen Ueberzeugung kein wirklicher Gegner des Descendenzgedankens war. Es widerstrebte nur seiner innersten Natur Konsequenzen von solcher Tragweite zu ziehen, wie sie sich aus der Descendenzlehre auf allen Gebieten menschlichen Denkens ergeben mußten, ehe er nicht hinsichtlich der Voraussetzungen alle die Forderungen erfüllt sah, deren Einlösung seinen negierenden Sinn wirklich beschwichtigen konnte, und um letzteres in vollem Umfange zu erreichen, fehlte ihm vielfach das Material, daß nur eine langjährige ausschließliche Beschäftigung mit der Zoologie und Botanik, mit der vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte, mit der Palaeontologie und Geologie zu liefern vermag. So kam seine zurückhaltende Stellung gegenüber der Descendenztheorie zu stande. Indessen hat seine nur zur Vorsicht mahnende Stimme der Ausbreitung der Descendenzlehre nicht im Wege gestanden. Die moderne Entwicklungslehre hat ihren Sieg rasch und glänzend errungen und VIRCHOW hat namentlich in den letzten Decennien seines Lebens immer mehr Fühlung mit der Descendenzlehre gewonnen, und niemals hat er die Verdienste eines Mannes wie DARWIN in Abrede zu stellen versucht. In dieser Hinsicht wäre auch einigen Jüngeren, die neuerdings in geradezu fanatischer Ueberschätzung ihrer eigenen Leistungen DARWIN's Arbeit mit einigen wegwerfenden Bemerkungen abthun zu können glauben, ein wenig von der ruhigen und sorgsamen Kritik RUDOLPH VIRCHOW's zu wünschen.

VIRCHOW wird immer das Ideal eines gründlich und vorsichtig prüfenden, eines ruhig und objektiv urteilenden Forschers sein, der vor dem Angesicht der Wahrheit auch das größte persönliche Interesse zurücktreten läßt. Diese selbstlose Gesinnung, die ihn in seiner biologischen Wissenschaft beherrschte, leitete ihn bei allen seinen vielseitigen Bestrebungen. Sie war sein Stolz in der Politik, sie führte ihn zu seiner werkthätigen Mitarbeit an den sozialen und hygienischen Einrichtungen seines Volkes, sie veranlaßte ihn, seine Kraft und Zeit der Verbreitung von Bildung und Aufklärung in

allen Gesellschaftsklassen zu widmen. Berufenere werden an anderen Orten seine reichen Verdienste auf allen Gebieten seiner unerschöpflichen Interessen ausführlich würdigen. Den Schüler aber drängte es, noch einmal daran zu erinnern, was die gesamte biologische und speciell die medizinische Welt in dem Meister besaß, dessen irdischen Leib die Mutter Erde wieder aufgenommen hat in ihren Schoß.

Das Sterbliche an ihm ist von uns gegangen, das Ewige wird bleiben. Ewig aber und unsterblich sind die Ideen. Die Ideen unserer Vorfahren leben in uns noch heute. Sie sind das Kapital, das uns die Alten hinterlassen haben seit unvordenklichen Tagen. Sie leben und arbeiten und wachsen und entwickeln sich weiter bis in alle Ewigkeit. Dreimal seelig der Mann, der fruchtbare Ideen hinterließ. Sie werden schaffen und wirken und zeugen, wenn längst der Leib zerfallen ist, auch wenn Niemand mehr nennt den sterblichen Namen: RUDOLPH VIRCHOW.

Göttingen, im September 1902.

MAX VERWORN.

Ueber den Pentosengehalt tierischer und menschlicher Organe.

Von Privatdozent Dr. Ernst Bendix und Cand. med. Erich Ebstein.

(Aus der medizinischen Universitätsklinik in Göttingen.
Direktor: Geh. Med.-Rat Prof. Dr. W. Ebstein.)

(Der Redaktion zugegangen am 19. April 1902.)

Olaf Hammarsten (1) war der erste, welcher nachwies, daß im tierischen Körper ebenso wie in den Pflanzen Pentaglykosen vorkommen. Hierdurch war die früher weit verbreitete Ansicht widerlegt, daß die Pentosen der charakteristische Zucker der Pflanzen sei, wie die Hexosen derjenige der Tiere. Schon deshalb schien diese Ansicht nicht mehr wahrscheinlich, weil durch E. Fischer und seine Schüler (Wohl, Ruff) nachgewiesen wurde, daß es verhältnismäßig leicht gelingt, in der Retorte die Pentosen in Hexosen überzuführen, und umgekehrt die Hexosen in Pentosen.

Hammarsten hatte sich zwar noch in seiner ersten Publikation aus dem Jahre 1894 sehr vorsichtig betreffs der Diagnose des in dem Pankreasnukleoproteid enthaltenen reduzierenden Körpers ausgedrückt; doch konnte Salkowski (2) die Vermutung Hammarsten's, daß es sich hier thatsächlich um eine Pentose handle, dadurch sicherstellen, daß er aus dem Pankreas genügende Mengen Osazon isolierte, um es nach seinem Schmelzpunkt und seinen sonstigen Eigenschaften — vor allen Dingen bezüglich seiner Elementaranalyse — als Pentosazon zu identifizieren.

Diese Entdeckung Hammarsten's gab den Anstoß zu einer großen Reihe weiterer Untersuchungen, welche zu der Erkenntnis führten, daß fast alle Nukleoproteide ein Pentosenradikal in ihrem Molekül enthalten. Vor allem sind hier die Arbeiten Blumenthal's (3) zu nennen, der aus dem Nukleoalbumin der Thyreoidea, Milz und der Hirnsubstanz Osazone darstellte, welche als Pentosazone anzusprechen waren. Iwan Bang (4) zeigte dasselbe für den Eiter, Bergell und Jacob (5) für die Milz, der eine von uns (Bendix [6])

im Verein mit Wohlgemuth für die Leber, Friedenthal (7) für die verschiedensten tierischen Fermente u. s. w.; wir selbst werden in dieser Arbeit den Beweis für den Stierhoden bringen.

Es scheint dieser Pentosengehalt der Nukleoproteide durch die ganze Tier- und Pflanzenwelt hindurchzugehen. Sosnowski (8) zeigte z. B., daß diese Gesetzmäßigkeit auch bei den Infusorien (Paramäcien) bestände; Kossel (9) und Neumann (10) wiesen Pentosen in der Nukleinsäure der Hefe nach, und der eine von uns (Bendix [11]) fand, daß auch Bakterien (Tuberkel, Diphtheriebacillen u. s. w.) pentosenhaltig sind. Dieser Pentosenbefund in den Bakterien ist neuerdings durch Aronsohn (19) bestätigt worden. Zu allen diesen Pentosenbefunden muß indes bemerkt werden, daß es zwar bisher nicht gelungen ist, die Pentosen in Substanz darzustellen; immerhin aber darf man wohl auf ihr Vorhandensein schließen, da in den meisten Arbeiten außer der allgemeinen Zuckerreaktion und der Tollens'schen Probe ein als Pentosazon charakterisiertes Osazon gewonnen wurde.

Genauere quantitative Untersuchungen über das Vorkommen der Pentosen in den tierischen und menschlichen Geweben finden sich nirgends in der Litteratur. Nur soviel kann man aus den Angaben der Autoren entnehmen, daß die Quantität der in den Organen vorkommenden Pentosen eine recht geringe sein muß. So erzielte z. B. Salkowski (12) aus ca. 2 kg Rinderpankreas (entsprechend 5—6 Drüsen) nur eine Ausbeute von etwa 3 g Phenylpentosazon (= etwa 1,4 g Pentosen = 0,076 Proz. Pentose im frischen Organ) und Wohlgemuth mußte etwa 20 Pfund Rinderleber verarbeiten, um die zur Analyse genügende Menge Pentosazon zu erzielen.

Diese Angaben können daher, wie von den Autoren selbst betont wird, deshalb auch nur ganz allgemeine Orientierungswerte abgeben, weil beide Reaktionen, sowohl die Abspaltung der Pentose aus dem Organ als auch die Umsetzung des Zuckers mit dem Phenylhydrazin, nicht quantitativ vor sich gehen.

Da die direkte Bestimmung der Pentose als solcher aus den Organen bis jetzt nicht möglich ist, indem das Abspalten derselben nicht quantitativ gelingt, ohne daß gleichzeitig Zerstörung des abgespalteten Zuckers stattfindet, so mußte man nach einer indirekten Methode suchen. Dieselbe ist gegeben in der Tollens'schen (13) Methode der Pentosenbestimmung, welche aus dem charakteristischen Abbauprodukt der Pentosen, dem Furfurol, die quantitative Bestimmung derselben ermöglicht; das Furfurol wird sodann als Phloroglucid bestimmt, und die von Kröber (14) neuerdings angefertigte

Tabelle läßt ohne weiteres aus dem Phloroglucid die Pentosenmengen erkennen.

Bei der TOLLENS'schen Methode verfuhren wir im einzelnen nach KRÖBER folgendermaßen: Einige Gramm der betreffenden Substanz wurden in einem dem im KÖNIG'schen Lehrbuche abgebildeten ähnlichen Apparate der Destillation mit einer Salzsäure von 1,06 spec. Gew. unterworfen, und zwar wurden immer 100 ccm dieser Salzsäure in einem etwa 300 ccm fassenden Kolben aus einem Bade VON ROSE'schen Metallgemisch destilliert. Nachdem jedesmal 30 ccm überdestilliert waren, wurden vermittelst einer Zuflußvorrichtung mit Hahn wieder 30 ccm derselben Salzsäure nachgefüllt und neue 30 ccm abdestilliert, bis sich in dem Destillat längere Zeit hindurch kein Furfurol vermittelst essigsaurem Anilinpapier mehr nachweisen ließ [1]).

Hierbei ist zu erwähnen, daß bei der Destillation unter Gegenwart von Eiweiß sich in dem Kühlrohre stets weiße, flockige Häutchen absetzten, die zum Teil auch in die Vorlage übergingen; diese Partikelchen konnte man aber leicht beim Ablassen der betreffenden Flüssigkeit aus dem Vorlagemeßgefäß in die zugehörige Vorlage an den Wänden zurückhalten; hierdurch ließ sich meistens das Filtrieren des Destillates, was doch immer mit Verlusten verbunden ist, vermeiden. Es handelt sich offenbar um denselben Körper, den FRIEDR. MÜLLER (15) bei der Säuredestillation des Mucins beobachtet hat. Auch wir konnten bei mikroskopischer Betrachtung die Zusammensetzung der Partikel aus Krystallnadeln und öligen Tropfen feststellen; sie lösten sich leicht in Aether und zeigten einen penetranten, unangenehmen Geruch.

Das wasserklare Destillat wird mit einer Lösung von Phloroglucin puriss. MERCK in Salzsäure (von 1,06 spec. Gew.) versetzt [2]). Nach dem Durchschütteln tritt bei Gegenwart von Furfurol eine grün-gelbe, allmählich immer dunkler werdende Verfärbung auf;

---

1) Vor Ende der Destillation ließen wir meistens nochmals 30 ccm konzentrierte Salzsäure zu, um zu sehen, ob nicht etwa hierdurch noch eine Furfurolbildung zu erzielen wäre, doch war dies nie der Fall; außerdem wurde nach Ende der Destillation eine Probe der übriggebliebenen Flüssigkeit mit Orcin und rauchender Salzsäure gekocht und der amylalkoholische Auszug spektroskopisch untersucht; doch konnten wir dabei in keinem Falle den für die Pentosen charakteristischen Absorptionsstreifen mehr nachweisen.

2) Das Auffüllen auf 400 ccm (nach TOLLENS-KRÖBER) wurde nicht immer streng eingehalten, doch entsprach die Quantität im allgemeinen 300—400 ccm.

nach 24-stündigem Stehen hat sich am Boden der Flüssigkeit ein schwarzer Niederschlag von Furfurol-Phloroglucid abgesetzt. Der negative Ausfall der Anilinacetatpapierprobe zeigt an, daß Phloroglucin im Ueberschusse vorhanden ist.

Das Phloroglucid wird quantitativ auf einen mit Asbest beschickten und mit durchlöchertem Boden versehenen Porzellantiegel mit Saugvorrichtung gebracht; nach dem Auswaschen wird der Tiegel bei 97° 3—4 Stunden lang getrocknet, und es wird im geschlossenen Wägeglase nach dem Erkalten das Gewicht des Tiegels mit Niederschlag bestimmt. Die Differenz zwischen diesem Gewicht und dem vor der Filtration ergiebt die Menge des Phloroglucids.

Der Tiegel wurde nach Beendigung der ersten Bestimmung im hessischen Tiegel erhitzt, bis der Phloroglucidniederschlag völlig verbrannt war; sodann wurde der Tiegel nach kurzem Erkalten wieder in sein Wägeglas zurückgebracht und von neuem sein Gewicht bestimmt; damit war der Tiegel für die nächste Bestimmung wieder gebrauchsfähig.

Aus äußeren Gründen haben wir bei einem kleinen Teil der Versuche anstatt der Porzellantiegel — bei 97° im Wägeglas getrocknete und gewogene — gehärtete Filter zum Sammeln des Phloroglucidniederschlages verwandt.

Um darüber Klarheit zu gewinnen, ob wir die Tollens'sche Methode genügend beherrschten, stellten wir zunächst einige Vorversuche mit reinster Xylose an:

Xylose-Vorversuche.

1) 0,2648 g von über Schwefelsäure getrockneter Xylose werden nach obiger Methode mit HCl destilliert; die erhaltene Phloroglucidmenge beträgt 0,2872 g. Diese Menge entspricht 0,2667 g Xylose. Differenz = + 0,0019 g.

2) 0,1596 g Xylose, auf gleiche Weise mit HCl destilliert, ergeben 0,1758 g Phloroglucid = 0,1654 g Xylose. Differenz = + 0,0058 g.

Nachdem wir uns durch diese Xylose-Vorversuche überzeugt hatten, daß wir die Technik der Methode in einer für unsere Zwecke genügenden Weise beherrschten, entstand die weitere Frage, ob diese Methode auch noch bei Gegenwart von Eiweiß zu Recht bestände, oder ob nicht etwa bei der Behandlung des Eiweißes mit Salzsäure solche Produkte auftreten könnten, welche den Reaktionsverlauf etwa beeinträchtigten. Bei der Verfolgung dieser Frage mußten wir uns zunächst ein Eiweißpräparat verschaffen, welches nicht schon an sich bei der Destillation mit Salzsäure Furfurol bildete; in erster Linie

kamen hier das Caseïn und die Gelatine in Betracht, da diese nach den Untersuchungen der meisten Autoren als kohlenhydratfrei anzusprechen sind.

Unsere Versuche mit reiner Gelatine sowohl als auch mit reinem Caseïn ergaben keinerlei Furfurolbildung bei der Destillation mit Salzsäure.

Eiweiß-Vorversuche.

1) 2 g völlig kohlenhydrat- und fettfreies Caseïn — dargestellt nach der Methode von HAMMARSTEN — werden unter allmählichem Zufließen von 300 ccm Salzsäure von 1,06 D. der Destillation unterworfen. Das Destillat zeigt keinerlei Einwirkung auf Anilinacetatpapier, auch nicht bei der endlichen Anwendung von konzentrierter Salzsäure. Durch den Zusatz von salzsaurer Phloroglucinlösung zu dem Destillat entsteht eine citronengelbe Verfärbung, jedoch selbst nach mehrtägigem Stehen kein Niederschlag.

2) Der gleiche negative Ausfall der Furfurolreaktion im Destillate ergiebt sich bei Anwendung von 6 g Caseïn (HAMMARSTEN).

3) Bei der Destillation von 1,8 g reiner Gelatine mit 300 ccm Salzsäure kein Furfurol im Destillat nachweisbar; nach Zusatz von Phloroglucin-Salzsäure eine gelbe Verfärbung, kein Niederschlag.

In dem Caseïn und in der Gelatine besitzen wir also zwei eiweißartige Körper, welche keine Furfurolbildner sind. Wenn L. v. UDRANSZKY (16) von gegenteiligen Befunden berichtet, so liegt der Verdacht sehr nahe, daß sein Ausgangsmaterial verunreinigt war. Diese Annahme erscheint um so gerechtfertigter, als die von TOLLENS (17) und seinen Schülern angestellten Versuche in gutem Einklang mit unseren Ergebnissen stehen.

Die folgenden Vorversuche können als Beweis dafür angesehen werden, daß die Gegenwart dieser Eiweißkörper die quantitative Pentosenbestimmung nach TOLLENS nicht wesentlich störend beeinflußt.

Xylose-Eiweiß-Vorversuche [1]).

1) 0,3692 g Xylose + 3 g Gelatine, auf die gleiche Weise mit Salzsäure destilliert, ergeben 0,3917 g Phloroglucid = 0,3572 g Xylose. Differenz = —0,0120 g.

1) Diese Zahlen zeigen zwar einen etwas größeren Verlust gegenüber den mit reiner Xylose gewonnenen Resultaten, doch dürften diese Verluste einerseits durch das ungleichmäßige Kochen und Destillieren, andererseits durch die oftmalige Anstellung der Anilinacetatprobe bedingt sein.



2) 0,2980 g Xylose + 2 g Gelatine + 2 g Caseïn ergeben 0,3085 g Phloroglucid = 0,2814 g Xylose. Differenz = —0,0166 g.

3) 0,1688 g Xylose + 5 g Caseïn ergeben 0,1592 g Phloroglucid = 0,1503 g Xylose. Differenz = —0,0185 g.

Nach der Erledigung dieser Vorfragen konnten wir mit der quantitativen Bestimmung der Pentosen in den tierischen Organen beginnen. Es lag nahe, vor allen Dingen diejenigen Organe in den Kreis unserer Untersuchungen zu ziehen, welche am meisten Nukleine — und damit wohl auch am meisten Pentosen — enthalten: die Thymus, das Pankreas, die Leber und das Hirn, und außerdem noch die Hoden.

Um zur Bestimmung der Pentosen ein möglichst homogenes Ausgangsmaterial zu erhalten, verfuhren wir folgendermaßen: Die Organe wurden, natürlich frisch, zur Zerkleinerung durch eine Fleischmaschine geschickt. Das Gewicht des derart erhaltenen frischen Organbreies wurde bestimmt; um hieraus nun das trockene Organpulver zu erzielen, schien die Entfernung des größten Teiles der fettartigen Substanzen angezeigt, und es wurde daher der Brei mit gleichen Mengen einer Alkohol-Aethermischung (āā), welche durch 1—2 ccm Essigsäure leicht angesäuert war, versetzt; nach kurzem Durchrühren würde filtriert. Wir überzeugten uns, daß in den alkoholisch-ätherischen Auszug keine Pentosen übergingen[1]; hierauf wurde die Substanz im Trockenschrank einer Temperatur von 50—55° ausgesetzt; nach etwa 48 Stunden war die Masse so weit trocken, daß sie im Mörser zu einem staubfreien, homogenen Pulver zerkleinert werden konnte und so das Ausgangsmaterial für die Furfurolbestimmungen bildete. Aus der Differenz zwischen Frisch- und Trockengewicht ergiebt sich ohne weiteres der Faktor, mit welchem die später zu erhaltenden Pentosenwerte multipliziert werden müssen, um den Pentosengehalt der frischen Organe zu eruieren.

I. Versuche an Stierhoden.

a) Darstellung des Osazons.

Da wir in der Litteratur den Nachweis der Pentosen im Hoden vermißten, so stellten wir zunächst zum qualitativen Nachweis der Pentose das Osazon dar. Wir gingen dabei nicht von dem Nucleo-

1) Wenn man den Aetheralkohol aus dem Filtrat durch Erhitzen auf dem Wasserbade entfernt hatte, so gab der in Wasser aufgenommene Rückstand eine negative, nur selten eine zweifelhafte TOLLENSsche Reaktion.

proteid, sondern von dem Organ in toto aus. Der Organbrei einiger Stierhoden wurde mit 6 Proz. HCl einige Stunden auf dem Wasserbade digeriert; kleinste Mengen des Filtrates ergaben eine sehr intensive TOLLENS'sche Reaktion und reduzierten FEHLING'sche Lösung; in dem Filtrat wurde nach der üblichen Art die Ozasonbildung vorgenommen: Die Salzsäure wurde anfänglich durch Kalilauge, später durch kohlensaures Natron unter Eiskühlung neutralisiert, und sobald die Flüssigkeit eine schwache alkalische Reaktion zeigte, wurde Eisessig und Phenylhydrazin zugesetzt; dieses Gemisch wurde anfänglich auf freier Flamme bis zum beginnenden Kochen und dann etwa 2 Stunden auf dem Wasserbade weiter erhitzt; hierauf wurde heiß filtriert und das in der Kälte ausfallende Osazon mehrmals aus heißem Wasser umkrystallisiert. Das Osazon war in heißem Wasser löslich, gab bei Anstellung der Orcin-HCl-Reaktion den charakteristischen Absorptionsstreifen im amylalkoholischen Auszuge und zeigte einen Schmelzpunkt von 156°; hierdurch erscheint die Pentosennatur der abgespaltenen reduzierenden Substanz hinlänglich gesichert zu sein.

Nach diesem qualitativen Pentosennachweis gingen wir zur quantitativen Bestimmung der Pentosen im Stierhoden über.

b) Quantitative Pentosenbestimmung.

1) Zwei Hoden eines frischgeschlachteten Tieres wurden von allen Hüllen freipräpariert und mit der Fleischmaschine zerkleinert: Gewicht des frischen Organs = 600 g. Nach Zusatz von 300 ccm Alkohol + 300 ccm Aether + 2 ccm Essigsäure wurde gut durchgerührt, der Niederschlag filtriert und bei 55° getrocknet. Trockengewicht = 74 g; 1 g Organpulver entspricht also 8,1 g frischem Organ. Die N-Bestimmung dieses Pulvers ergab einen Gehalt von 11,8 Proz. N. Die verschiedenen Furfurolbestimmungen ergaben folgende Resultate:

Ausgangsmenge	Phloroglucid	Pentosen	Prozentgehalt im Ausgangsmaterial	Prozentgehalt im frischen Organ
6,9833	0,0456	0,0515	0,77	0,095
5,4091	0,0429	0,0488	0,90	0,111
6,9475	0,0468	0,0527	0,76	0,094
4,5611	0,0366	0,0424	0,95	0,117

Mittelwert für den Prozentgehalt des frischen Organs: 0,104 Proz.

2) Von 4 sorgfältig präparierten und zerkleinerten Stierhoden wurden 200 g frische Substanz wie in Versuch 1 weiter behandelt. Trockengewicht = 24 g; 1 g Organpulver entspricht also 8,33 g frischem Organ. Das Pulver enthielt 12,0 Proz. N. Die Furfurolbestimmung ergab folgende Werte:

Ausgangsmenge	Phloroglucid	Pentosen	Prozentgehalt im Ausgangsmaterial	Prozentgehalt im frischen Organ
4,4365	0,0342	0,0400	0,92	0,110
4,6976	0,0326	0,0384	0,82	0,100

Mittelwert für den Prozentgehalt des frischen Organs: **0,105** Proz.

II. Versuche an Lebern.

a) am Tier.

1) 400 g von frischem Kalbsleberbrei werden nach Uebergießen mit 500 ccm Alkohol-Aethermischung und 1 ccm Essigsäure bei etwa 55° getrocknet. Trockengewicht 93,5 g; 1 g Organpulver entspricht also 4,2 g frischer Leber. N-Gehalt des Organpulvers = 10,6 Proz. Die Furfurolbestimmung ergab folgende Werte:

Ausgangsmenge	Phloroglucid	Pentosen	Prozentgehalt im Ausgangsmaterial	Prozentgehalt im frischen Organ
5,9692	0,0415	0,0474	0,79	0,188
3,0080	0,0159	0,0162	0,54	0,128
4,4723	0,0294	0,0299	0,67	0,159
5,0003	0,0331	0,0389	0,78	0,186

Mittelwert für den Prozentgehalt des frischen Organs: **0,165** Proz.

2) 239,5 g von frischem Kalbsleberbrei werden nach dem Behandeln mit essigsaurem Alkohol-Aether bei 55° getrocknet. Trockengewicht = 70 g; 1 g Organpulver entspricht also 3,42 g frischem Organ. N-Gehalt des Organpulvers 10,4 Proz. Die Furfurolbestimmung ergab folgende Werte:

Ausgangsmenge	Phloroglucid	Pentosen	Prozentgehalt im Ausgangsmaterial	Prozentgehalt im frischen Organ
4,8000	0,0278	0,0283	0,59	0,172
7,4880	0,0310	0,0368	0,49	0,143

Mittelwert für den Prozentgehalt des frischen Organs: **0,158** Proz.

b) am Menschen[1]).

1) Die ganze präparierte Leber eines wenige Wochen alten Kindes wiegt zerkleinert 140 g. Nach dem Behandeln mit essigsaurem Alkohol-Aether und Trocknen bei 60° beträgt das Trockengewicht

1) Die geringeren Pentosenwerte in den menschlichen Organen gegenüber den tierischen erklären sich möglicherweise daraus, daß nach den Untersuchungen von Bendix (20) und Salkowski (21) die Pentosen der Fäulnis sehr zugänglich sind. Während die tierischen Organe von ganz frisch geschlachteten Tieren herrührten, konnten die menschlichen Organe erst nach etwa 24stündigem Liegen der Leichen erhalten werden.

= 28 g; 1 g Organpulver entspricht also 5 g frischem Organ. N-Gehalt des Organpulvers = 10,6 Proz.

Ausgangsmenge	Phloroglucid	Pentosen	Prozentgehalt im Ausgangsmaterial	Prozentgehalt im frischen Organ
7,5796	0,0288	0,0293	0,39	0,078
5,1517	0,0224	0,0228	0,44	0,088
5,3630	0,0238	0,0242	0,45	0,090
5,9188	0,0350	0,0408	0,69	0,138

Für das frische Organ ergiebt sich als Mittelwert: 0,099 Proz.

2) Die Leber eines etwa 60-jährigen, an Carcinoma ventriculi gestorbenen Mannes mit Metastasen in der Leber und in verschiedenen anderen inneren Organen wird sorgfältig von den Krebsknoten, der Gallenblase und den anderen Weichteilen freipräpariert. Gewicht des Leberbreies = 179,5 g. Nach der üblichen Behandlung beträgt das Trockengewicht = 40,0 g; 1 g Organpulver entspricht also 4,49 g frischem Organ. N-Gehalt des Organpulvers = 11,4 Proz. Die Furfurolbestimmung ergab folgende Werte:

Ausgangsmenge	Phloroglucid	Pentosen	Prozentgehalt im Ausgangsmaterial	Prozentgehalt im frischen Organ
3,2814	0,0144	0,0146	0,44	0,098
4,6226	0,0202	0,0205	0,44	0,098

Für das frische Organ ergiebt sich als Mittelwert: 0,098 Proz.

III. Versuche an der Thymus.

1) Von der Thymus eines etwa 14 Tage alten Kalbes werden 140,5 g wie üblich behandelt. Trockengewicht = 27 g; 1 g Organpulver entspricht also 5,2 g frischem Organ. N-Gehalt des Organpulvers = 13,6 Proz. Die Furfurolbestimmung ergab folgende Werte:

Ausgangsmenge	Phloroglucid	Pentosen	Prozentgehalt im Ausgangsmaterial	Prozentgehalt im frischen Organ
6,2394	0,0320	0,0378	0,61	0,117
3,8649	0,0187	0,0190	0,49	0,094
3,1820	0,0213	0,0217	0,68	0,131

Für das frische Organ ergiebt sich als Mittelwert: 0,114 Proz.

2) Von der Thymus eines etwa 14 Tage alten Kalbes werden 116 g wie üblich behandelt. Trockengewicht = 27 g; 1 g Thymuspulver entspricht also 4,3 g frischem Organ. N-Gehalt des Organpulvers = 12,4 Proz. Die Furfurolbestimmung ergab folgende Werte:

Ausgangsmenge	Phloroglucid	Pentosen	Prozentgehalt im Ausgangsmaterial	Prozentgehalt im frischen Organ
6,3300	0,0336	0,0394	0,62	0,144
4,5522	0,0290	0,0295	0,65	0,151

Für das frische Organ ergiebt sich als Mittelwert: 0,148 Proz.

IV. Versuche am Pankreas.

a) am Tier.

1) 4 Stück Kalbspankreas, an Gewicht = 91 g, werden wie üblich behandelt. Trockengewicht = 25 g; 1 g Kalbspankreaspulver entspricht also 3,64 g frischem Organ. Die Furfurolbestimmung ergab folgende Werte:

Ausgangsmenge	Phloroglucid	Pentosen	Prozentgehalt im Ausgangsmaterial	Prozentgehalt im frischen Organ
5,4762	0,0689	0,0750	1,37	0,376
6,8186	0,1154	0,1217	1,78	0.489

Für das frische Organ ergiebt sich als Mittelwert: **0,432** Proz.

2) Ein 141 g schweres Rindspankreas wird wie sonst behandelt. Trockengewicht = 35 g; 1 g Rindspankreaspulver entspricht also 4,03 g frischem Organ. N-Gehalt des Organpulvers = 11,4 Proz. Die Furfurolbestimmung ergab folgende Werte:

Ausgangsmenge	Phloroglucid	Pentosen	Prozentgehalt im Ausgangsmaterial	Prozentgehalt im frischen Organ
9,8078	0,1626	0,1691	1,72	0,427
5,9308	0,1170	0,1233	2,08	0,516

Für das frische Organ ergiebt sich als Mittelwert: **0,471** Proz.

3) Zwei frisch geschlachtete Rindspankreas, an Gewicht = 390 g, werden wie sonst behandelt. Trockengewicht = 96,5 g; 1 g Rindspankreaspulver entspricht also 4,04 g frischem Organ. N-Gehalt des Organpulvers = 13,0 Proz. Die Furfurolbestimmung ergab folgende Werte:

Ausgangsmenge	Phloroglucid	Pentosen	Prozentgehalt im Ausgangsmaterial	Prozentgehalt im frischen Organ
5,5720	0,1232	0,1295	2,33	0,577
5,4210	0,1498	0,1563	2,88	0,713

Für das frische Organ ergiebt sich als Mittelwert: **0,645** Proz.

b) am Menschen.

Ein Pankreas von einem an allgemeiner Tuberkulose gestorbenen etwa 40-jährigen Manne, im Gewicht von 118 g wurde nach der üblichen Methode bearbeitet. Trockengewicht = 18,5 g; 1 g Menschenpankreaspulver entspricht also 6,38 g frischem Organ. N-Gehalt des Organpulvers = 11,8 Proz. Die Furfurolbestimmung ergab folgende Werte:

Ausgangsmenge	Phloroglucid	Pentosen	Prozentgehalt im Ausgangsmaterial	Prozentgehalt im frischen Organ
2,8513	0,0434	0,0435	1,53	0,24
5,1524	0,0667	0,0669	1,30	0,20

Für das frische Organ ergiebt sich als Mittelwert: **0,22** Proz.

V. Versuche am menschlichen Gehirn.

Von dem Hirn eines an allgemeiner Tuberkulose gestorbenen, 40-jährigen Mannes wurden 1072 g nach der gewohnten Methode verarbeitet. Trockengewicht = 223,5 g; 1 g Menschenhirnpulver entspricht also 4,841 g frischem Organ. N-Gehalt des Organpulvers = 6,4 Proz. Die Furfurolbestimmung ergab folgende Werte:

Ausgangsmenge	Phloroglucid	Pentosen	Prozentgehalt im Ausgangsmaterial	Prozentgehalt im frischen Organ
5,5729	0,0291	0.0296	0,53	0,111
4,3847	0,0214	0,0218	0,50	0,103

Für das frische Organ ergiebt sich als Mittelwert: **0,107** Proz.

Bei zwei weiteren Versuchen mit eben demselben Menschenhirn mit 2,3939 und 2,0504 g Ausgangsmenge zeigte sich, obgleich das Destillat einen positiven Ausfall der Probe mit essigsaurem Anilin gegeben hatte, daß die gebildete Furfurolmenge nicht hinreichend war, um mit Phloroglucin-Salzsäuregemisch einen zur quantitativen Bestimmung genügenden Niederschlag zu geben.

VI. Versuche an Tierblut.

Außerdem machten wir eine Bestimmung in 200 ccm frisch aus der Ader entnommenen Hammelblutes. Das Blut wurde in einem etwas größeren als unsere gewöhnlichen Destillationskolben mit 100 ccm einer 44-proz. Salzsäure versetzt, so daß in dieser Verdünnung das Gemisch unserer gewöhnlichen Konzentration bei der Salzsäuredestillation entsprach. Das Destillat gab anfangs deutlich positiven Ausfall der Anilinacetatpapierprobe; doch genügte die Menge des gebildeten Furfurols nicht, um mit Phloroglucin-HCl-Gemisch einen Niederschlag zu erzielen; es trat vielmehr nur eine gelb-grünliche Verfärbung auf. Die furfurolbildenden Substanzen des Blutes (Pentosen, Glycuronsäure) (18) müssen also nur in Spuren im Blute vorhanden sein.

Betrachtet man das Ergebnis der vorliegenden tabellarisch zusammengestellten Untersuchungen, so ist dazu zu bemerken, daß strenggenommen den unter „Pentosen im allgemeinen" angeführten Werten nur eine relative Bedeutung zukommt. Denn wir wissen ja einstweilen noch nicht, um welche Art der Pentosen es sich bei dem in den Nukleoproteiden vorkommenden Zucker handelt[1]); es

1) Während der Drucklegung erschien in den Berichten der Deutschen chem. Gesellschaft eine Arbeit von C. Neuberg, aus welcher hervorgeht, daß die im Pankreasnukleoproteid enthaltene Pentose die l-Xylose ist.

erscheint auch nicht ganz ausgeschlossen, daß neben den sicher nachgewiesenen Pentosen auch andere bei der Destillation mit Salzsäure furfurolliefernde Substanzen — allerdings wohl nur in minimaler Menge — in den Organen vorkommen. Von solchen furfurolliefernden Substanzen kommt wohl nur die Glycuronsäure (18) in Betracht, deren Vorhandensein mit Sicherheit nicht auszuschließen ist. Wenn man also aus der Phloroglucidmenge nach KRÖBER's Tabelle (14) die Pentosenmengen von Organen berechnet, so muß man sich klar sein, daß diese Werte eigentlich nur furfurolgebende Substanz angeben, Werte, welche sich aber in unserem Falle nach allem, was wir bis jetzt wissen, mit den Werten der Pentosen decken dürften.

Da wir ferner bis jetzt noch nicht wissen, um welche spezielle Art der Pentosen (Xylose, Arabinose, bezw. ihre Muttersubstanzen, vielleicht auch ein einstweilen noch hypothetisches Pentosamin) es sich in den Nukleoproteiden der Organe handelt, mußten wir auf „Pentosen im allgemeinen" unsere Phloroglucidwerte umrechnen [1]). KRÖBER (14) hebt mit Recht hervor, daß dieser Wert im gewissen Sinne nur ein konventioneller ist, indem in seiner Tabelle die Voraussetzung gemacht ist, daß es sich um ein Gemenge gleicher Teile von Arabinose und Xylose handelt.

Wenn eine spätere Forschung den einstweilen noch ausstehenden Nachweis erbracht hat, um welche Art der Pentosen es sich in den tierischen Organen handelt, so werden unsere Untersuchungen auch ihren Wert behalten, indem nur ein anderer Faktor der KRÖBERschen Tabelle zur Berechnung aus der Phloroglucidmenge angewandt werden muß, wodurch allerdings auch kein sehr erheblicher Unterschied entstehen dürfte; wenigstens sind die aus den uns bisher bekannten Pentosen entstehenden Furfurolmengen nicht so sehr verschieden.

Sollte es sich dagegen herausstellen, daß unter den furfurolliefernden Substanzen die Glycuronsäure oder Derivate der Glycuronsäure in verhältnismäßig nennenswerter Menge vorhanden sind, so erinnern wir daran, daß für diesen Fall die Berechnung anders ausgeführt werden muß. Ueber die aus Glycuronsäureanhydrid entstehenden Mengen Furfurol geben MANN und TOLLENS (Ann. Chem. 290, S. 157) folgende Mittelzahlen:

Bei mäßigen Mengen 17,23 Proz. } Furfurol.
und bei ca. 1 g 15,23 Proz. }

Das Glycuronsäureanhydrid giebt also weniger Furfurol und Phloroglucid als die Pentosen, und zwar gegen 50 Proz. Furfurol,

welche die Pentosen liefern, nur ca. 17 Proz., und folglich ungefähr $^1/_3$ der aus Pentosen entstehenden Menge. Will man die von uns auf Pentosen berechneten Mengen Phloroglucid lieber als auf Pentosen auf Glycuronsäureanhydrid berechnen, so kann man folglich die von uns für Pentosen gegebenen Prozentzahlen mit 3 multiplizieren, um annähernd die entsprechende Menge Glycuronsäureanhydrid zu erhalten.

Wir enthalten uns vor der Hand, aus den von uns mitgeteilten Werten weitgehende Schlußfolgerungen zu ziehen; dies dürfte erst dann angezeigt sein, wenn eine vergleichende größere Versuchsreihe an kranken und gesunden Organen, funktionstüchtigen und -untüchtigen Organen, ferner an den Organen verschiedener Tierspecies durchgeführt ist; Versuche, welche wir uns hierdurch vorbehalten möchten.

Nur soviel wollen wir hervorheben: die im menschlichen Organismus vorkommenden Pentosenmengen sind doch offenbar viel geringer, als die Autoren bisher annahmen. Nach einem ganz rohen Ueberschlage dürften auf Grund unserer Untersuchungen im menschlichen Organismus kaum mehr als 20—30 g präformierte Pentosen enthalten sein.

Vielleicht ist dieses Ergebnis dazu angethan, ein neues Licht auf die Theorie der chronischen Pentosurie, einer erst in den letzten Jahren genauer studierten Stoffwechselanomalie zu werfen: wenn ein Pentosuriker, wie dies thatsächlich in einigen Fällen beschrieben ist, innerhalb von 2—3 Tagen 20—30 g Pentosen ausscheidet, so würde er damit schon seinen ganzen Vorrat an präformierten Pentosen in seinem Organismus erschöpft haben, und diese quantitative Ueberlegung scheint hinwiederum nicht sehr für die von den meisten Autoren bisher vertretene Ansicht zu sprechen, daß die Pentosurie durch eine enorm große Abspaltung von präformiert in den Nukleoproteiden vorkommenden Pentosen zustande käme. Vielleicht müßte man, da eine alimentäre Erklärung dieser Stoffwechselkrankheit ausgeschlossen erscheint, irgend eine andere Art der Pentosenentstehung bei dem Pentosuriker annehmen, eine Art, über die man noch kaum Vermutungen aussprechen kann.

Zum Schlusse möchten wir nicht verfehlen, auch an dieser Stelle Herrn Geheimrat Tollens für seine liebenswürdige Unterstützung, sowie Herrn Geheimrat Ebstein für das Interesse, das er unserer Arbeit entgegengebracht hat, unseren verbindlichsten Dank auszusprechen.

Litteratur.

1) O. HAMMARSTEN, Zeitschr. f. physiol. Chem., Bd. 19, 1894.
2) E. SALKOWSKI, Berl. klin. Wochenschr., 1895, No. 17.
3) F. BLUMENTHAL, Berl. klin. Wochenschr., 1897, No. 12; Zeitschr. f. klin. Med., Bd. 34.
4) J. BANG, Deutsche med. Wochenschr., 1897, No. 21.
5) BERGELL und JACOB, Zeitschr. f. klin. Medicin.
6) BENDIX und WOHLGEMUTH, PFLÜGER's Archiv, Bd. 80, 1900, p. 238; Berl. klin. Wochenschr., 1900, No. 34.
7) FRIEDENTHAL, Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1900, p. 181.
8) SOSNOWSKI, Centralbl. f. Physiol., 1899, p. 267.
9) KOSSEL, Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1892 u. 93.
10) NEUMANN, Sitzungsber. d. physiol. Gesellsch. zu Berlin. — KOSSEL und NEUMANN, Sitzungsber. der Akad. d. Wissensch. zu Berlin, 1894.
11) BENDIX, Deutsche med. Wochenschr., 1901, No. 2.
12) SALKOWSKI, Zeitschr. f. physiol. Chem., Bd. 27, 1899.
13) TOLLENS, Landw. Versuchsstationen, 1893, Bd. 42, und Zeitschr. d. Vereins f. Rübenzuckerindustrie d. Deutsch. Reiches, Bd. 44.
14) KRÖBER, Journ. f. Landwirtsch., 1901, p. 357 ff., Teil I und Teil II, ebenda, Bd. 49, H. 1, p. 7—20.
15) FRIEDR. MÜLLER, Zeitschr. f. Biol., Jubelband für C. v. VOIT, p. 489.
16) L. v. UDRÁNSKY, Zeitschr. f. phys. Chem., 1888, p. 389 ff.
17) Ber. d. Deutsch. chem. Gesellsch., 1892, p. 2569 ff.
18) P. MAYER, Verhandl. d. Kongr. f. Innere Medizin 1901. — Zeitschr. f. physiol. Chem., 1899.
19) H. ARONSOHN, Sitzungsberichte des Vereins für innere Medizin vom 2. Juni 1902. Deutsche med. Wochenschr., 1902, No. 26.
20) E. BENDIX, Zeitschr. f. diätet. u. physikal. Therapie, Bd. 3, Heft 7.
21) E. SALKOWSKI, Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. 30, 1900.

Anmerkung bei der Korrektur: Während der Drucklegung unserer Arbeit erschien eine Arbeit von G. GRUND aus dem SALKOWSKIschen Laboratorium: „Ueber den Gehalt des Organismus an gebundenen Pentosen.“ Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. 35, Heft 2. Dieser Autor hat ähnlich wie wir durch Destillation mit HCl und Fällung des entstandenen Furfurols mit Phloroglucin die in den Organen vorhandenen Pentosenmengen zu bestimmen gesucht. Seine Zahlen (für Xylose) sind etwas geringer als die von uns gefundenen. Es ist jedoch darauf aufmerksam zu machen, daß GRUND die TOLLENS-KRÖBER'sche Methode nicht genau eingehalten hat.

Zur Physiologie und Wachstumsmechanik des Blutgefäss-Systemes.

II. Mitteilung.

Von R. F. Fuchs.

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Erlangen.)

(Mit Unterstützung der Gesellschaft zur Förderung deutscher Wissenschaft, Kunst und Litteratur in Böhmen.)

(Der Redaktion zugegangen am 14. Juni 1902.)

Einleitung.

In einer früheren kurzen Mitteilung (47)[1]) habe ich die eigentümlichen Spannungsverhältnisse, welche sich an der Aorta während des Lebens ausbilden, erörtert. Ich war dabei zu der Anschauung gelangt, daß der während des Lebens bestehende Spannungszustand der Aorta, den ich als Längsspannung bezeichnet habe, die Resultante darstellt aus den Spannungen, welche das Gefäß durch den Blutdruck erhält, und ferner aus denen, welche durch die Differenz des Eigenwachstumes des Gefäßes und seiner Unterlage sich allmählich ausbilden. Eine solche Spannungsentwickelung kommt dadurch zustande, daß die an bestimmten Punkten ihres Verlaufes durch einen eigenartigen Bandapparat auf der Unterlage fixierte Aorta langsamer wächst als die Unterlage. Aus diesem Wachstumsverhalten resultieren nun eigenartige Wachstumsverschiebungen des Gefäßsystemes, die die unmittelbare Ursache zu einer Längsspannung der Aorta abgeben. Auf ganz anderem Wege, wie es der meinige ist, war Schwalbe (144) zur Erkenntnis der Wachstumsverschiebungen gelangt, indem er dieses Prinzip zur Erklärung der nicht hydrodynamisch bedingten Astursprünge, der von der Aorta abgehenden Seitenzweige, heranzog. Es hatte Roux (130) zuvor gezeigt, daß an einem durchströmten Rohre, welches aus einem für

1) Die eingeklammerten Zahlen bezeichnen die Nummern der betreffenden Arbeit in dem am Schlusse dieser Mitteilung befindlichen Litteraturverzeichnisse.



die wirksamen hydrodynamischen Kräfte bildsamen Materiale besteht, ein rechtwinkliger, oder gar stumpfwinkliger Astursprung, wie er bei den zahlreichen Arteriae recurrentes vorhanden ist, aus hydrodynamischen Ursachen allein nicht vorkommen kann. Indem ich später meine Untersuchungen auch auf die mittelgroßen Arterien und großen, sowie mittleren Venen ausdehnte, konnte ich, gestützt auf eine große Reihe von Experimenten, in einer zweiten umfangreicheren Arbeit (49) die ursprünglich an der Aorta gewonnenen Versuchsergebnisse auf das gesamte Blutgefäßsystem übertragen. Gleichzeitig lieferte ich aber auch durch die Untersuchung neugeborener Individuen den Beweis, daß die an den verschiedenen Teilen des Gefäßsystemes Erwachsener bestehenden ungleich starken Grade der Längsspannung eine Folge des ungleichen postembryonalen Wachstumes der einzelnen Körperschnitte, namentlich des Ober- und Unterkörpers sind.

Dieses verschiedene Verhalten der Längsspannung der einzelnen Arterienabschnitte versetzte mich in die Lage, eine bis dahin nicht genügend erklärte Beobachtungsthatsache aus der Pulslehre, nämlich die verschiedene Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Pulses in den verschiedenen Gefäßbezirken, auf Grund einfacher physikalischer Gesetze erklären zu können. Soweit reichen die Untersuchungen der ersten Mitteilung.

Die vorliegende Arbeit verfolgt den Zweck, die physiologische Seite des Problems weiter auszubauen. Schon im Beginne meiner Versuche habe ich die besondere Aufmerksamkeit der Funktion der Gefäßmuskulatur zugewandt, ja diese Frage war eigentlich der Ausgangspunkt der Untersuchung gewesen. In der ersten Veröffentlichung (47) über diesen Gegenstand konnte ich auf direkte elektrische Reizversuche an der Aorta des lebenden Tieres hinweisen. Es zeigte sich sehr bald, daß die Frage der direkten elektrischen Reizbarkeit der Gefäße eines genaueren Studiums und größerer Versuchsreihen bedurfte, so daß ich in der ausführlichen Publikation (49) dieses Thema nur gelegentlich streifte und für eine besondere Veröffentlichung vorbehalten mußte, welche sich eingehender mit der Funktion der Gefäßmuskulatur beschäftigen soll. Dieser Aufgabe gerecht zu werden, ist einer der wesentlichsten Punkte der nachstehenden Veröffentlichung. Indem ich nun im weiteren Verlaufe die direkte Reizbarkeit verschiedener Arterien und Venen prüfte, glaube ich zu einer noch immer lebhaft diskutierten Frage, der Vasomotorenfrage, einige nicht uninteressante Beiträge liefern zu können. Gerade dadurch, daß ich einen ganz anderen Weg, als

den auf diesem Gebiete sonst üblichen eingeschlagen habe, indem ich die Reaktion der in situ befindlichen Gefäße des lebenden Tieres auf die direkte Einwirkung des elektrischen Stromes prüfte, bin ich zu sehr eigenartigen Ergebnissen über das Verhalten der vasomotorischen Innervation und des Gefäßtonus gelangt, welche in dem ersten Abschnitte der vorliegenden Untersuchungen ausführlich mitgeteilt werden sollen.

Nachdem ich einmal Verschiedenheiten in der Funktion der Arterien- und Venenmuskulatur aufgefunden hatte, ging ich daran, diese Frage noch weiter zu untersuchen, und studierte die Totenstarre der Blutgefäße eingehender, da ich bereits in meinen früheren Untersuchungen eine Reihe von Beobachtungen über die Totenstarre zu machen Gelegenheit hatte. Diese Untersuchungen bilden eine Ergänzung zu meinen früheren Untersuchungen über die Totenstarre am Herzen (50), so daß wir einen Ueberblick der Erscheinungen der Totenstarre am gesamten Cirkulationsapparat gewinnen. Die diesbezüglichen Beobachtungen sollen das zweite Kapitel dieser Arbeit darstellen, wobei ich Gelegenheit nehmen werde, auch einige Ausführungen über Totenstarre der glatten Muskeln im allgemeinen einzuflechten. Ich muß aber gleich an dieser Stelle hervorheben, daß meine Untersuchungen über die Totenstarre der glatten Muskulatur noch weiter fortgesetzt werden, über deren Ergebnis ich nach Beendigung einer vergleichenden Untersuchung über die Totenstarre der glatten, quergestreiften und Herzmuskulatur ausführlich berichten werde. Diese letzteren Untersuchungen wurden durch die Bewilligung eines Beitrages zur Anschaffung der nötigen experimentellen Hilfsmittel aus den Fonds der Gesellschaft zur Förderung deutscher Wissenschaft, Kunst und Litteratur in Böhmen mir ermöglicht, wofür ich der genannten Gesellschaft meinen ergebensten Dank auszusprechen mir erlaube.

In einer der vorhergehenden Arbeiten (49) konnte ich nachweisen, daß die Venen ein relativ größeres Längenwachstum besitzen als die Arterien. Eine Erklärung dieser Erscheinung schien mir das Verhalten des Binnendruckes in den beiden Gefäßarten zu bieten, so daß diese Wachstumsdifferenz zwischen Arterien und Venen als eine funktionelle Anpassung an die wirksamen mechanischen Kräfte des Blutstromes zu betrachten ist. Die von mir gefundenen Unterschiede in der Funktion der Venenmuskulatur gegenüber jener der Arterien weisen mit aller Sicherheit darauf hin, daß die bedeutenden Unterschiede im Aufbau der Blutgefäßwände an den verschiedenen Stellen als Ausdruck der funktionellen Anpassung anzusehen sind.

Es soll deshalb in den folgenden Abschnitten dieser Arbeit der Versuch gemacht werden, den speciellen histologischen Bau der Gefäßwand als durch funktionelle mechanische Ursachen bedingten klarzustellen, wobei die einzelnen mechanisch wirksamen Faktoren auf ihr specielles Differenzierungsvermögen hin untersucht werden sollen. Trotzdem allgemein histogenetische und histomechanische Erklärungen der Gefäßwand- und Gefäßbildung überhaupt bereits von Roux (130—132), Bardeleben (5—8), Thoma (159) und seinen Schülern gegeben worden sind, so glaube ich doch durch die Einführung eines neuen Differenzierungsfaktors, der Längsspannung, eine Erweiterung unserer Kenntnisse von der mechanischen Ausgestaltung der Gefäßwand herbeizuführen, weil die zwei wesentlichsten Faktoren der mechanischen Selbstgestaltung der Gefäßwand, nämlich die in tangentialer Richtung wirkende Wandspannung und die der Gefäßaxe parallel wirkende Längsspannung, gesondert auf ihre differenzierende Kraft hin untersucht werden können. Von solchen Gesichtspunkten aus erscheint es möglich, zu einer einheitlichen mechanischen Auffassung des Aufbaues der Gefäßwand, von der Aorta an bis zu den Capillaren und großen Venenstämmen, zu gelangen, wodurch der scheinbar oftmals so regellose innere Bau der Gefäßwand an allen Stellen des Blutgefäßsystemes festen mechanischen Gesetzen zu gehorchen scheint. Daß eine derartige Differenzierungshypothese noch so manche morphologische Bildungen einstweilen unerklärt läßt und lassen muß, ist sicherlich nicht zu verwundern, weil wir über die Gesamtheit der mechanischen Prozesse, welche sich am Gefäßsystem abspielen, noch lange nicht genügend aufgeklärt sind. Je eingehender man sich mit diesen Fragen beschäftigt, um so mehr gelangt man zu der Erkenntnis, daß gerade die physikalischen Grundlagen der Hämodynamik noch viele große Lücken, sogar in prinzipiellen Fragen aufweisen.

Schließlich möchte ich in einem letzten Abschnitte auf einige vom pathologisch-anatomischen Standpunkte aus nicht uninteressante Momente hinzuweisen mir erlauben, nämlich auf die ziemlich gute Uebereinstimmung der topographischen Ausbreitung der Arteriosklerose mit der Intensität der Längsspannung. Danach scheint für die Lokalisation dieser Erkrankung die mechanische Inanspruchnahme der Gefäßwände wesentlich mitbestimmend zu sein, wodurch die Arbeiten Thoma's (160—167) und seiner Schüler, welche mit ihrem außerordentlich wertvollen Beobachtungsmateriale einen Grundpfeiler in der Erkenntnis über das Wesen der Arteriosklerose bilden, eine Erweiterung erfahren dürften.

Nachdem ich im Voranstehenden eine gedrängte Uebersicht über die Gliederung des hier abzuhandelnden Stoffes gegeben habe, will ich zur ausführlichen Schilderung der Reizversuche und deren Ergebnisse übergehen.

I. Elektrische Reizversuche an den Blutgefäßen.

A. Kritische Darstellung der bisherigen Ergebnisse direkter Gefässreizungen.

1. Elektrische und mechanische Reizversuche.

Soviel mir aus der Durchsicht der einschlägigen Litteratur bekannt geworden ist, sind systematisch durchgeführte direkte elektrische Reizungen der Gefäße am lebenden Warmblütler noch nicht vorgenommen worden. In einer Arbeit BARDELEBEN's (5) findet sich eine gelegentliche Bemerkung über direkte Reizversuche an Venen, indem der genannte Autor erwähnt, daß eine aktive Beförderung des Blutstromes durch die Muskeln der Wandung, der Klappen, der Sinus infolge Faradisierung beim Menschen nicht sicher nachzuweisen war. Da aber diese Angaben jeder bestimmten Aeußerung über das Verhalten der untersuchten Venen bei direkter Reizung entbehren, so kann mit ihnen nicht gerechnet werden. Zudem fehlen auch alle Angaben über die gehandhabte Methodik, welche gerade für die richtige Deutung einer beobachteten Gefäßkontraktion unerläßlich erscheinen. Denn nicht jede beobachtete Erweiterung oder Verengerung eines Blutgefäßes, namentlich aber einer Vena gestattet einen Schluß auf eine aktive Zusammenziehung oder Erschlaffung der Gefäßmuskulatur, da gerade bei solchen Versuchen die Schwankungen des Blutdruckes eine stetige Berücksichtigung finden müssen. PREYER (117) beschreibt, daß für die fünf bis sechs letzten Brüttage die zuführenden Blutgefäße in den vorgeschritteneren Entwickelungsstadien des Hühnchenembryos durch Induktionswechselströme zur Kontraktion gebracht werden können, indem sich in PREYER's Versuchen die Gefäße bis zum Verschwinden der roten Farbe verengten. Gefäßkontraktionen nach Faradisierung in dem erwähnten Zeitpunkte der embryonalen Entwickelung wurden schon viel früher von VULPIAN (179) beobachtet. PREYER (117) erwähnt gleichzeitig, daß Reizversuche an den Gefäßen in früheren Stadien des Embryonallebens einmal an der Kleinheit des Objektes scheitern, andererseits aber daran, daß eine Kontraktilität der Gefäße noch nicht genügend ausgebildet ist. In einer früheren Publikation führt PREYER (118) an, daß die Gefäße des Hühnchenembryos bereits

am vierten Tage durch elektrische Tetanisierung sich langsam verengern. Da aber aus Preyer's Angaben nicht ersichtlich ist, ob und wie er sich bei diesen Versuchen vor Stromschleifen auf Nerven oder auf das Herz geschützt hat, so kann wohl die Verkleinerung der Gefäße nach elektrischer Reizung als Thatsache anerkannt werden, dagegen muß leider die Frage, ob es sich in Preyer's Versuchen um eine aktive Kontraktion der Gefäßmuskulatur gehandelt hat, unentschieden bleiben, solange die gegen die Eindeutigkeit der Versuche hervorgehobenen Bedenken bestehen. Eine Blutdrucksenkung durch Vagusreizung würde schon mehr als hinreichend erscheinen, um eine passive, also rein mechanisch bedingte Verengerung der Gefäße hervorzubringen, welche natürlich mit einer solchen durch Muskelkontraktion bedingten auch nicht das Mindeste zu thun hat. Preyer (117) fügt seinen Ausführungen die Bemerkung bei, daß das embryonale Herz der ersten Tage durch schwache galvanische Ströme in seiner Frequenz und den einzelnen Schlägen durchaus nicht verändert wird, im späteren Alter reagiert es aber auf den konstanten Strom, während die Reaktionsfähigkeit auf den faradischen Strom gleich anfangs vorhanden ist. Da nun Preyer die Gefäßreizungen mit dem faradischen Strome vornahm, so würden Stromschleifen auf das Herz oder auf den sich schon sehr frühzeitig entwickelnden Vagus ihre volle Wirksamkeit zweifellos entfaltet haben können.

Ob Mall (104), welcher Einschnürungen im Verlaufe der Mesenterialvenen beobachtet hat, die von der Kontraktion der Ringmuskel herrühren sollen, direkte mechanische Reizungen der Gefäße vorgenommen hat, oder ob er dieses Verhalten der Ringmuskel nur aus der ungleichmäßigen Verteilung der Injektionsmassen in seinen Präparaten erschließt, vermag ich leider nicht anzugeben, da mir die Mall'sche Originalarbeit nicht zugänglich war.

Ferner erwähnt Ranvier (124) in seinem technischen Lehrbuche der Histologie die Versuche von Poiseuille (116), in denen die Kontraktilität der kleinen Arterien und Venen klar hervortritt, obzwar Poiseuille selbst seinen Versuchen nach dieser Richtung hin keine Bedeutung beilegt. Es wurden auf das ausgebreitete Mesenterium eines nicht kurarisierten Frosches zwei kleine Plattengewichte gebracht, so daß der Blutstrom in den Arterien und Venen vollständig sistierte. Dabei verengten sich beiderlei Gefäße. Nach der Entfernung der Gewichte erlangten aber die verengerten Gefäße ihr Volumen erst nach 2 Stunden und mehr wieder. Ranvier meint, man könnte dieses Verhalten nicht allein der Gefäßwand

zuschreiben, sondern man muß aktive Thätigkeit der Muskelzellen annehmen, deren einmal in Wirkung getretene Kontraktion nur langsam der Wirkung des Blutstromes nachgiebt.

Hier müssen auch die Reizversuche von STRICKER (151 u. 152) erwähnt werden, welche eine direkte Verengerung des Kapillarlumens unter Einwirkung verschiedener Eingriffe, insbesondere auch des elektrischen Stromes, darthun sollen. STRICKER (151) muß aber selbst hervorheben, daß bei einer großen Reihe von Präparaten ein sichtbarer Erfolg, eine wahrnehmbare Verengerung der Gefäße der Membrana hyaloidea des Frosches selbst bei den stärksten faradischen Strömen ausbleibt. Was die von STRICKER ausgeführten Untersuchungen an den Schwanzstücken von Batrachierlarven anbelangt, so kann die nach elektrischer Reizung beobachtete Strombeschleunigung in den Gefäßen bezw. der Wiedereintritt des früher sistierten Blutstromes noch nicht als ein Beweis für die aktive Verengerung des Gefäßlumens angesehen werden, weil die Schwanzmuskulatur direkt mitgereizt werden mußte, wodurch die beobachteten Veränderungen im Blutstrome bedingt worden sein können. Uebrigens hat STRICKER in einer späteren Abhandlung (152) ausdrücklich erwähnt, daß an älteren Kaulquappen die Reizerfolge unsicher waren, denn er sagt, daß die Blutgefäßkapillaren bei sehr jungen Larven sich anders verhalten als bei ausgewachsenen Quappen, indem sie bei letzteren nicht oder unregelmäßig reagieren. Was die Verengerung der Kapillaren selbst anbelangt, so nimmt STRICKER hierfür nicht etwa Muskelwirkung in Anspruch, sondern er führt dieselbe auf eine Veränderung der Gefäßwandzellen zurück, die sich bei Einwirkung chemischer Substanzen vergrößern oder verkleinern. So wird erwähnt, daß nach Behandlung des Präparates mit 10-proz. Alkohol ein rascher Blutstrom sich findet, der allmählich einem Zustand der Blutleere Platz macht; wenn die Tiere nicht rechtzeitig aus dem Alkohol in Wasser gebracht werden, gehen sie zu Grunde. In 3-proz. Alkohol verengern die Gefäßzellen das Lumen, dabei werden sie glashell, später tritt auch hier der Tod ein. Bei solchen Versuchen, wie die eben erwähnten STRICKER'schen, sind so viele Komplikationen vorhanden, daß es nahezu unmöglich wird, die von STRICKER beobachteten Erscheinungen mit normalen vitalen Vorgängen in Parallele zu setzen, wie es von STRICKER dennoch gethan wird. Hier ist je nach den verwendeten Alkoholkonzentrationen den Quellungs- bezw. Schrumpfungsvorgängen der Zellen ein genügend breiter Spielraum gelassen, wodurch alle Erscheinungen auf einfache physikalische Vorgänge zurückgeführt werden könnten. Weiterhin

kommen noch die Wirkungen des Alkohols auf die Herzaktion und den Blutdruck hinzu, wodurch wiederum rein mechanische Veränderungen der Cirkulation und damit auch der Gefäßweite in Frage kommen. Cohnheim (31) konnte die Stricker'schen Experimente nicht bestätigen; allerdings stellte er seine Versuche am Froschmesenterium und nicht an Larvenschwänzen an. Was die Versuche von Roy und Graham Brown (134) anbelangt, die auf Grund ihrer Versuche eine aktive Verengerung der Kapillaren angenommen haben, weil die Kapillarweite durch die Blutdruckschwankungen nicht verändert wird und weil bei gleichem Druck in ein und demselben Gefäßgebiete einige Kapillaren eng, andere erweitert sind, so möchte ich mich in der Beurteilung dieser Versuche der von Klemensiewicz (83) vertretenen Meinung anschließen, die dahin geht, daß die Kapillaren ihre Weite unabhängig vom Blutdruck beibehalten. Klemensiewicz hat sich davon überzeugt, daß die Arterien, welche durch elektrische Reizung der Medulla oblongata und des Nervus ischiadicus im intakten Gewebe bis zum Schwinden des Lumens verengt werden konnten, einige Zeit nach der Aetzung mit Krotonöl diese Fähigkeit vollständig eingebüßt haben. Ferner hat der genannte Forscher auch Gefäßwandreizungen ausgeführt, welche zeigten, „daß die elektrische Reizung, der mit Vermeidung jeder Unterbrechung des Blutstromes über die Elektroden gebrückten Arteria oder Vena cruralis, Druckschwankungen im Gefäßsysteme herbeiführt“. Eine genauere Beschreibung der Versuchsanordnung fehlt aber, so daß ich nicht sagen kann, ob die gefundenen Blutdruckschwankungen auf eine Verengerung der gereizten Gefäße zu beziehen sind oder andere Ursachen haben.

Biedl (23) hat später die Stricker'schen Versuche wieder aufgenommen, indem er das Verhalten der Gefäße des Froschmesenteriums unter verschiedenen Einflüssen studierte. Benetzung mit 3-proz. Alkohol oder 3-proz. Alkohol in 0,6-proz. Kochsalzlösung wirkte bei direkter Applikation verengernd auf die Gefäße, dabei sistiert aber die Cirkulation, und der Blutstrom tritt nicht oder erst später wieder ein. Der Erfolg ist nicht konstant. Nach reichlichem Zufluß von Kochsalzlösung kommt ein Blutstrom in den nunmehr wieder erweiterten Gefäßen zustande. Nikotin in 1-proz. Lösung wirkt noch inkonstanter, bei subkutaner Injektion ist überhaupt keine Gefäßwirkung zu erzielen. Ebenso unwirksam hat sich auch der Induktionsstrom erwiesen, sowohl beim Aufsetzen der Elektroden direkt auf das Mesenterium oder auf dessen Gefäße. Daß sich die Kapillaren als muskellose Gefäße gegen eine Reizung mit dem

faradischen Strom vollständig indifferent verhielten, kann man wohl verstehen, daß sich aber auch die größeren Arterien, die eine eigene Muscularis besitzen, reaktionslos zeigen, muß um so sonderbarer erscheinen, als ich an verschiedenen Arterien elektrische Reizversuche mit positivem Erfolge angestellt habe. Die Angaben von Biedl haben mich veranlaßt, auch elektrische Reizversuche an den Gefäßen des Froschmesenteriums anzustellen, über die in einem späteren Abschnitte berichtet werden wird. Biedl selbst spricht sich in seiner Arbeit nicht näher darüber aus, ob auch die größeren Mesenterialgefäße mit wohlausgebildeter Muscularis bei elektrischer Reizung sich reaktionslos verhielten, aber die in der erwähnten Arbeit gegebene Darstellung läßt immerhin eine solche Deutung zu. In Biedl's Versuchen erwies sich hingegen die Berieselung des Mesenteriums mit 45° warmer 0,6-proz. physiologischer Kochsalzlösung als konstant wirksam, indem unter ihrer Einwirkung eine Verengerung des Kapillarlumens eintrat. Da sich dabei die Dicke der Gefäße, d. h. ihr äußerer Durchmesser nicht änderte, sondern nur die Wandstärke zunahm, so kann eigentlich, streng genommen, von einer Gefäßkontraktion nicht gesprochen werden, sondern es handelt sich wesentlich um Volumschwankungen der Endothelzellen des Gefäßes. Nach Biedl ist diese Volumzunahme oft so stark, daß ein vollkommener Verschluß der Gefäßlichtung erfolgt. Berieselung des Mesenteriums mit Pepton-Kochsalzlösung bedingt eine Verschmälerung des Endothels. Biedl sagt ausdrücklich, daß bei Aufträufelung dieser Lösung sich die Wand der Arterien und Venen verschmälert und fast auf einen nur dünnen Saum reduziert wird. Neben den Kapillaren sind bei diesen Versuchen auch die kleinen Arterien und Venen mituntersucht worden, die nach Biedl's Angaben ganz analoge Verhältnisse aufweisen wie die Kapillaren. Biedl konnte unter dem Mikroskope niemals solche Erscheinungen wahrnehmen, wie man sie durch Einschnürungen von umspinnenden Muskelfasern erwarten kann, nämlich eine Faltung der Intima. Daraus wie aus dem folgenden Satze geht hervor, daß Biedl zweifellos Gefäße mit deutlich differenzierter Muskulatur untersucht hat, denn er wirft zuvor die Frage auf: „Wie kontrahieren sich die kleinen Gefäße, nicht die Kapillaren, deren Kontraktilität doch von den meisten anerkannt wurde, sondern Arterien und Venen mit sehr spärlichen Muskellagen?"

Da nach Biedl's Angaben die Verengerung des Gefäßlumens ohne auffällige Veränderung des Gesamtquerschnittes erfolgt, so ist es das Naheliegendste, die Volumzunahme der Endothelzellen als

Turgorschwankungen derselben anzusehen, wozu eine so eingreifende Behandlung, wie sie die Berieselung des Froschmesenteriums mit 45° warmer Kochsalzlösung darstellt, reichliche Gelegenheit bietet. Dabei muß man auch bedenken, daß viel weniger zarte Gebilde, wie z. B. die Skelettmuskulatur des Frosches, bei einer Temperatur von 45° wärmestarr werden. Wie sich ein so zartes Gebilde von der Beschaffenheit des Gefäßendothels gegen so hohe Temperaturen verhält, ist durchaus nicht genügend bekannt. So viel kann aber wohl mit Sicherheit gesagt werden, daß Temperaturen wie die angewendeten für vitale Lebensvorgänge eines Kaltblütlers nicht in Frage kommen. Es wäre sehr leicht möglich, daß die Endothelzellen durch die Erwärmung auf 45° quellbarer werden und durch Wasseraufnahme ihr Volumen vergrößern, so daß es sich bei den von Biedl beobachteten Erscheinungen um rein physikalische Vorgänge handeln könnte, die mit normalen vitalen Prozessen gar nichts gemein haben. Gegen eine solche physikalische Erklärung dieser Vorgänge könnte die Verschmälerung der Gefäßwand nach Einwirkung von Pepton-Kochsalzlösung angeführt werden. Aber auch hier könnten osmotische Vorgänge bezw. direkte Quellbarkeitsänderungen der Endothelzellen mit im Spiele sein. Jedenfalls hat die physiologische Kochsalzlösung durch den Peptonzusatz eine Erhöhung der molekularen Konzentration erfahren, um wie viel läßt sich leider nicht sagen, da Biedl keine Angaben über die zugesetzte Peptonmenge macht, so daß für Vermutungen ein weiter Spielraum bleibt. Durch die Erhöhung der Molekularkonzentration der auf das Mesenterium gebrachten Flüssigkeit können die Endothelzellen Wasser abgeben und würden dadurch ein kleineres Volumen einnehmen. Weiterhin liegt aber auch die Möglichkeit vor, daß das Pepton direkt die Quellbarkeit des Gewebes vermindert haben könnte.

Diesen Volumsveränderungen der Gefäßendothelien wird von Stricker (153) eine große Bedeutung für die aktive Regulierung der Gefäßweite zuerkannt, indem er annimmt, daß die Verengung der Arterien nicht einzig und allein durch die Muscularis, sondern auch unter der Mitwirkung der Intima entsteht und daß die aktive Arbeit bei der Arterienerweiterung nur von der Intima geleistet wird. Biedl schließt sich dieser Ansicht mit einiger Reserve an, indem er betont, daß er darüber, ob bei der Wiedererweiterung der verengten Gefäße nur die Intima die aktive Rolle spielt, keine Erfahrungen gewonnen habe.

Dagegen müssen die Beobachtungen von Golubew (57) angeführt werden, welcher beobachtete, daß nach Reizung mit Induktions-

schlägen die eigenartigen spindelförmigen Elemente der Kapillaren sich verkürzen und verdicken, wodurch das Kapillarlumen verengt wird. Diese Beobachtung wird auch von TARCHANOFF (154) bestätigt. Wahrscheinlich sind die von den beiden genannten Autoren beschriebenen Spindelzellen mit den von S. MAYER (106) in den Kapillaren der Froschhyloidea gefundenen Zellen, welche man als Muskelzellen betrachten muß, identische Gebilde.

2. Thermische Reizversuche.

Eine weitere Reihe von Reizversuchen an den Gefäßen bilden die durch thermische Einflüsse. Dabei handelt es sich aber zumeist nicht um lokale Applikation des Reizes direkt auf die isolierten Gefäße, sondern gewöhnlich wirkt die Wärme auf größere oder kleinere Körpergebiete ein. BIEDERMANN (22) sagt aber, daß es „sicher ist, daß die glatten Muskeln der Blutgefäße am lebenden Tiere durch hinreichend starke Erwärmung (Annähern eines heißen Körpers an eine bloßgelegte Arterie) lokal erschlaffen". Ferner haben PIOTROWSKI (114 u. 115), sowie GRUENHAGEN und seine Schüler (63—65, 113, 136 u. 137) den Einfluß der Temperatur auf die aus dem Körper entfernten Gefäße studiert, aber für die Frage des Verhaltens der Gefäßmuskulatur unter den gewählten Umständen können diese Versuche an den großen Gefäßen keine sicheren Aufschlüsse geben, weil in diesen Versuchen die anderen Gewebsbestandteile der Gefäßwand ihr thermotonisches Verhalten mit zum Ausdruck bringen, wie übrigens GRUENHAGEN (64) schon selbst betont. So hat auch ROY (133) gefunden, daß die Aorta des Menschen und anderer Säugetiere bezüglich ihres thermotonischen Verhaltens wie die anderen Gewebe des tierischen Körpers sich verhält, so daß man die bei Erwärmung oder Abkühlung gefundenen Verlängerungen bezw. Verkürzungen nicht nur der glatten Muskulatur, sondern der Gefäßwand in toto zuschreiben muß. Wenn man noch bedenkt, daß die Versuche oft 75 und mehr Stunden nach dem Tode angestellt worden sind, so wird man leicht der Anschauung zuneigen, daß die gefundenen Gefäßverengerungen resp. -Verkürzungen nur ein rein physikalisches Verhalten der Gewebe überhaupt zum Ausdruck bringen können, das mit den vitalen Vorgängen der Kontraktion und Erschlaffung der Gefäßwand durch Muskelwirkung auch nicht das Mindeste gemein hat.

Dennoch wird man mit derartigen Schlußfolgerungen sehr vorsichtig sein müssen, seitdem man durch die Untersuchungen BIEDERMANN'S (21 u. 22) weiß, wie lange die glatten Muskeln auch

nach der Entfernung aus dem Warmblütlerkörper ihre Erregbarkeit erhalten, wenn sie in der Kälte aufbewahrt werden. So wird der Ureter vom Kaninchen oder Meerschweinchen, selbst wenn er lange Zeit in kalter physiologischer Kochsalzlösung aufbewahrt oder einem stundenlang vorher getöteten Tiere entnommen wurde und ohne Vorbereitung keine Spur von Erregungserscheinungen zeigte, wieder reizbar, sobald er auf Körpertemperatur erwärmt wird. Der auffallendste Befund nach dieser Richtung hin ist jedenfalls der von Sertoli (145) veröffentlichte, wonach der in der Kälte (5—8° C) aufbewahrte glatte Musculus retractor penis vom Pferd, Esel und Hund sogar bis zum 7. Tage nach der Exstirpation sich reizbar erwies, wenn er für die kurze Dauer der Reizversuche auf 30—37° C erwärmt wurde. Andererseits darf man aber nicht vergessen, daß bei Zimmertemperatur die Erregbarkeit der glatten Muskeln sich im günstigsten Falle doch nur wenige Stunden erhält, um dann für immer zu verschwinden und namentlich bei höheren Temperaturen — um 40° C — rasch zu erlöschen. Beim Kaltblütler liegen die Verhältnisse etwas anders. Nach den Untersuchungen von P. Schultz (142) verliert die glatte Muskulatur des Froschmagens erst bei 50° C vollständig ihre Erregbarkeit, während sie bei kürzer dauernden Erwärmungen auf 45° C mit nachfolgenden Abkühlungen noch erregbar bleibt. Schultz erwähnt ferner, daß die durch Temperaturänderungen bewirkten Kontraktionen der glatten (längsgestreiften) Muskeln stärker sind als die auf elektrische Reize erfolgenden, auch scheint der thermische Reiz länger wirksam zu sein als der elektrische. Denn es gelingt, Muskeln durch Wärmeeinwirkung zur Zusammenziehung zu bringen, die auf elektrischen Reiz nicht mehr reagieren. Dabei scheint mir aber doch ein Bedenken besondere Berücksichtigung zu erfordern, wenn man diese am elektrisch unerregbaren Muskel durch Wärmeeinwirkung erhaltenen Verkürzungen mit den rein vitalen Kontraktionsprozessen zu identifizieren geneigt ist. Es können nämlich unter dem Einfluß der Erwärmung bereits die ersten Zeichen der beginnenden Wärmestarre aufgetreten sein. Gad und Heymans (53) hatten für den quergestreiften Froschmuskel gefunden, daß vor dem Eintritt der Wärmestarre die elektrische Reizbarkeit erloschen ist. Ein gleiches hat auch Bernstein (19) für die glatten Muskeln des Froschmagens nachgewiesen. Aus diesen Gründen scheint mir die längere Wirksamkeit thermischer Reize auf die glatte Muskulatur noch nicht genügend sicher gestellt.

B. Mechanische Analyse der Gefässkontraktion.

Aus allen Versuchen an ausgeschnittenen Gefäßen, seien es nun thermische oder elektrische Reizversuche, soweit solche überhaupt zur Erledigung der Frage nach der aktiven Kontraktion der Gefäßmuskeln in Betracht gezogen werden dürfen, läßt sich noch immer kein sicherer Schluß ziehen, ob die untersuchten Gefäße sich auch während des Lebens bei vollkommener Lage in situ kontrahieren können. Denn an den aus dem Körper entfernten Gefäßen ist die Zusammenziehung der Gefäßmuskulatur ein nahezu rein isotonischer Akt, weil die Spannung, welche die Muskulatur bis zum Beginn der Verkürzung zu entwickeln hat, eine sehr geringe ist. Sie wird bei den Versuchen ohne irgend eine Belastung nur durch das halbe Eigengewicht des aufgehängten Gefäßes bestimmt. Bei graphischen Registrierversuchen kommt noch das auf die Gefäße zur Wirkung gelangende Gewicht des Registrierapparates hinzu. Die zur Streckung der Gefäße gewählten Belastungen (inkl. Schreibhebel) sind jedoch in der Regel so gering, daß sie den wesentlich isotonischen Verlauf der Kontraktion der Gefäßmuskeln nicht merklich verändern. (Selbstverständlich ist der ideale Fall einer ausschließlich isotonischen Zusammenziehung hier ebenso wenig durchführbar wie bei allen anderen Muskelversuchen). Ein weiterer Widerstand, der von den sich verkürzenden Muskeln des ausgeschnittenen Gefäßes überwunden werden muß, ist in den elastischen Kräften der Gefäßwand gegeben, welche einer jeden Deformation des Gefäßes entgegenwirken. Bei normalen Gefäßen handelt es sich sicherlich nur um sehr geringe Widerstände, denn es genügt das Eigengewicht der Venen schon, um das leere aus dem Körper entfernte Gefäß zum Kollabieren zu bringen, während die leeren ausgeschnittenen Arterien ihr Lumen offenhalten. Aber auch für die leeren Arterien genügen schon außerordentlich kleine Belastungen, um sie zu deformieren. Daß natürlich hochgradig arteriosklerotisch veränderte Gefäße mit mehr oder weniger starken Verkalkungen ihrer Gestaltsveränderung bedeutende Widerstände entgegensetzen können, kommt für uns nicht in Frage. Jedenfalls müssen wir sagen, daß der Verkürzung der Muskeln am ausgeschnittenen normalen Gefäße keine erheblichen Widerstände entgegenwirken, so daß die durch einen Reiz hervorgerufenen Veränderungen der Molekularkonstanten der kontraktilen Substanz nahezu in ihrer ganzen Stärke in einer im Wesentlichen isotonischen Zusammenziehung sich äußern müssen.

Ganz anders liegen aber die Verhältnisse an den lebenden, mit

Blut gefüllten Gefäßen innerhalb des Körpers. Zu den unbedeutenden Widerständen, welche die leeren Gefäße jeder Gestaltsveränderung bieten, tritt die Wandspannung der Gefäße durch den intravaskulären Druck hinzu. Es wird somit jede Verkleinerung des Gefäßquerschnittes durch Muskelkontraktion eine Spannungsentwicklung von seiten der Muskeln voraussetzen, welche der dehnenden Kraft des Seitenwanddruckes durch den Blutstrom das Gleichgewicht hält. Erst wenn diese erreicht ist, dann wird jede weitere Vergrößerung der Längsattraktion der Muskeln (Gad, 52) eine thatsächliche molekulare Umlagerung im Muskel herbeiführen und als isotonische Kontraktion nach außen hin in Erscheinung treten, wenn keine anderen Widerstände zu überwinden wären. Die Zusammenziehung der Gefäßmuskeln innerhalb der lebenden, vom Blute unter Seitenwanddruck durchströmten Gefäßwand ist also keine einfache isotonische Kontraktion, sie ist vielmehr einer Ueberlastungszuckung gleichzusetzen, wie sie beim quergestreiften Muskel schon vielfach studiert worden ist; nur muß man im Auge behalten, daß es sich hier nicht um eine einzelne Zuckung, sondern in der Regel um eine tetanische Zusammenziehung handelt. Einen weiteren sehr wesentlichen Widerstand für die Verkürzung der Gefäßmuskulatur bietet die im Leben bestehende Längsspannung des Gefäßsystemes. In einer früheren Arbeit (49) habe ich ausführlich darauf hingewiesen, daß das relative Verhältnis zwischen gestatteter Längs- und Querdehnung wesentlich durch die Längsspannung beeinflußt wird. Wenn ich z. B. die dort angeführten Zahlen für die Aorta abdominalis untereinander vergleiche, so zeigt sich, daß der Durchmesser des vollkommen fixierten, in situ befindlichen Gefäßes bei einem Druck von 170 mm Hg 6,00 mm beträgt, während das vollständig entspannte Gefäß einen Durchmesser von 6,80 mm aufwies. Das gleiche Verhalten war auch bei der Arteria carotis und femoralis nachzuweisen. Um die Aorta abdominalis, Arteria carotis, femoralis in situ auf jene Durchmesser zu bringen, die sie nach der Entspannung bei einem Druck von 170 mm Hg hatten, dazu hätte es eines viel höheren Druckes bedurft. Ich habe nach dieser Richtung hin keine systematischen Versuche angestellt. Es liegt auf der Hand, daß genau so, wie zur gleichen Durchmesservergrößerung am längsgespannten Gefäße eine größere Kraft erforderlich ist, als an einem entspannten, auch zur Durchmesserverkleinerung des längsgespannten Gefäßes eine größere Kraft notwendig sein muß, als beim vollkommen entspannten Gefäße. Die Richtung der Deformation ist in diesem Falle für die hierzu erforderliche Kraft voll-

ständig belanglos. Die elastischen Eigenschaften der Gefäße verhalten sich diesbezüglich genau so, wie die gespannter Saiten. Da nun der Blutstrom die Gefäße nicht nur in tangentialer, sondern auch in axialer Richtung spannt, und bei einigen Gefäßen diese durch den Blutdruck herbeigeführte Längsspannung durch die Wachstumsverschiebungen noch um ein beträchtliches erhöht wird, so ist es klar, daß diejenigen Zahlenwerte, welche die Höhe des Blutdruckes veranschaulichen, durchaus keinen vollständigen Ausdruck für die gesamte elastische Dehnung der Gefäßwand darstellen. Deshalb würde auch eine isometrische Kontraktion der Ringmuskulatur, welche dem vitalen normalen Blutdrucke das Gleichgewicht zu halten vermag, noch nicht imstande sein, den dehnenden Kräften des lebenden Gefäßes das Gleichgewicht zu halten; um dies zu erreichen, dazu muß die Spannungszunahme der Gefäßmuskel je nach dem Grade der Längsspannung des Gefäßes sich noch um einen verschieden hohen Betrag vergrößern. Erst dann, wenn die Spannungszunahme der Muskel sich über jene zur Erhaltung des Gleichgewichtes nötige vermehrt, kann die isometrische Kontraktionsform in eine isotonische übergehen, also Verengerung des Gefäßes eintreten. Damit sind aber die Widerstände, welche sich einer Verengerung der in situ befindlichen Gefäße entgegenstellen, noch nicht erschöpft. Das wäre nur dann der Fall, wenn die Gefäße von glatten Scheiden eingehüllt wären, mit denen sie durch keine Gewebsbrücken verbunden wären. Bei den meisten Gefäßen kleineren Kalibers geht jedoch die Adventitia in das umgebende Gewebe mehr oder weniger über, ja bei den Venen ist oft eine Abgrenzung der Adventitia gegen das umgebende Gewebe nur schwer oder gar nicht möglich. Es liegt auf der Hand, daß in solchen Fällen die Gefäßmuskulatur bei ihrer Verkürzung auch noch die elastischen Widerstände der umgebenden Gewebe mit zu überwinden hat, wenn sich die Muscularis nicht von der Adventitia losreißen soll. Schließlich bietet der negative Druck, welcher im Thoraxraume herrscht, gleichfalls ein nicht zu unterschätzendes Hindernis für die Verengerung der im Thorax befindlichen Gefäße. Wenn man bedenkt, daß selbst für die Zusammenziehung eines so muskelkräftigen Organes, wie es das Herz ist, der negative Druck des Thorax keineswegs gleichgültig ist, dann wird man mit der Annahme aktiver Verengerung und Erweiterung der Lungengefäße sehr zurückhaltend sein müssen. Das gleiche gilt natürlich auch für die übrigen im Thorax befindlichen Gefäße, solange der Thorax uneröffnet ist. Für die Lungengefäße kommt noch ein ganz specieller Widerstand hinzu, der durch die starke Anspannung

der Gefäße bei der Inspirationsstellung der Lunge gegeben ist. Er bildet ein Analogon zur Längsspannung durch Wachstumsverschiebungen.

C. Versuchsmethode der direkten elektrischen Gefässreizung und Kritik derselben.

Zum Zwecke der Beantwortung der im letzten Kapitel aufgeworfenen Frage habe ich eine größere Reihe von direkten Reizversuchen an verschiedenen Arterien und Venen angestellt. Bevor ich aber über deren Ergebnisse berichte, muß eine Beschreibung der von mir verwendeten Versuchsanordnung vorausgeschickt werden, welche zur Beurteilung der gewonnenen Resultate unerläßlich ist. So einfach auch eine Deutung von Reizversuchen an Gefäßen erscheinen mag, so stellen sich derselben eine nicht geringe Anzahl von Schwierigkeiten in den Weg, welche, von Versuchsfehlern herrührend, alle Schlüsse über die Muskelthätigkeit am lebenden Gefäß zu vereiteln imstande sind. Es mußte deshalb mein Bestreben sein, alle Versuchsfehler, soweit mir solche wesentlich erschienen, auszuschalten. Wie weit mir dies gelungen ist, werden die nachstehenden Erörterungen zeigen.

Die Versuche (34 Tiere), wurden zum größten Teile an ausgewachsenen Hunden vorgenommen, vereinzelt habe ich auch Katzen verwendet. Bezüglich der Freilegung der großen Gefäße an den zuvor mit Morphium, respektive Morphium-Atropin und nachfolgender Aetherdarreichung narkotisierten Tieren verweise ich auf die in meiner früheren Publikation (49) gegebene Darstellung, denn fast an allen zu den Untersuchungen über die Längsspannung der Gefäße verwendeten Tieren habe ich auch elektrische Gefäßreizungen vorgenommen. Ich brauche deshalb hier nur noch besonders zu betonen, daß die Freilegung der Gefäße mit möglichster Schonung, ohne alle Quetschungen und Zerrungen der Gefäße erfolgt, indem eine stumpfe Ausschälung derselben nach Möglichkeit vermieden wird. Es wird das perivaskuläre Bindegewebe mit einer Pincette angespannt und mit einem scharfen Messer hart an der Gefäßwand alles Bindegewebe durchschnitten, bis das Gefäß in seinem ganzen Umfange freigelegt ist. Je nach der Länge des untersuchten Gefäßes werden entsprechend lange Strecken frei präpariert. Bei all diesen Manipulationen wird selbstverständlich das Gefäß selbst niemals mit der Pincette gefaßt. Bei der Aorta ist ein vollständiges Freilegen auf größere Strecken hin nicht möglich. Ich habe deshalb bei diesem Gefäße mich zumeist damit begnügt, nur die ventralen und seitlichen

Partien bis gegen den Abgang der Interkostal- bezw. Lumbalarterien frei zu legen. Die Vena cava inferior läßt sich in ihrem abdominalen Anteile auf größere Strecken hin vollständig von ihrer Unterlage isolieren.

Zuerst werden an den freigelegten Gefäßen bei dem durch die einseitige Lungenresektion sehr stark erniedrigten Blutdrucke die Durchmesser und Längen in der früher beschriebenen (49) Weise gemessen. Dann erfolgt eine intravenöse Nebennieren-Extraktinjektion, wodurch der Blutdruck rasch auf die normale Höhe wieder ansteigt. Da die Nebennieren-Extraktwirkung sehr rasch abläuft und die Messungen eine Zeit von mehreren Minuten beanspruchen, so muß durch ständiges Nachfließenlassen des Extraktes dafür gesorgt werden, den Blutdruck während der zur Messung erforderlichen Zeit auf gleicher Höhe zu erhalten, was ohne Schwierigkeiten gelingt. Bei diesem hohen Drucke werden wieder die entsprechenden Werte für Durchmesser und Länge gemessen, worauf unmittelbar nach dem Abklingen der Nebennierenextraktwirkung eine neuerliche Messung bei dem nunmehr wieder herrschenden niedrigen Drucke vorgenommen wird. Diese Messungen dienten als Vergleichswerte für die bei der Reizung erhaltenen Werte; zugleich geben sie auch darüber Aufschluß, ob inzwischen durch die Drucksteigerung eine Veränderung der elastischen Eigenschaften des Gefäßes eingetreten ist. Eine solche konnte aber nicht gefunden werden, so daß ich den lebenden Gefäßen innerhalb der zur Verwendung gelangten Drucksteigerungen eine vollkommene Elastizität zuerkennen muß.

Waren diese Messungen erledigt, dann wurde zuerst bei erniedrigtem Blutdrucke eine elektrische Reizung vorgenommen und die während derselben eingetretenen Durchmesser und Längenveränderungen konstatiert. Nach Beendigung der Gefäßreizung wurde einige Zeit gewartet, um dann neuerlich zu messen, weil ich mich davon überzeugen wollte, ob eine so starke und mehrere Minuten andauernde elektrische Reizung, wie ich sie in meinen Versuchen verwendete, die Elastizität der Gewebe verändert. Ich konnte bei zahlreichen derartigen Versuchen keine diesbezüglichen Wahrnehmungen machen, denn die Gefäße wurden vor und nach der elektrischen Reizung durch ein und dieselbe dehnende Kraft des Blutstromes auf die gleichen Werte gedehnt. Manchmal zeigte sich, allerdings nur bei den Arterien, eine Durchmesserzunahme nach Ablauf der Reizung gegenüber den vor der Reizung erhaltenen Werten. Wenn sich auch die Arterien bei dem abnorm erniedrigten Blutdrucke zu kon-

trahieren vermochten, so durfte daraus noch nicht gefolgert werden, daß sie ein gleiches auch bei dem viel höheren normalen Blutdrucke zu thun vermögen, da a priori über die Muskelkraft der Gefäßwand nichts ausgesagt werden kann. Ich habe deshalb eine Nebennierenextraktinjektion folgen lassen und bei dem nunmehr vorhandenen Blutdrucke, der dem normalen vitalen annähernd gleich war, eine elektrische Reizung vorgenommen, nachdem ich mich zuvor über die jetzt vor der Reizung bestehenden Gefäßgrößen unterrichtet hatte. Nach Beendigung der Reizung wurde bei dem erhöhten Blutdrucke eine neuerliche Kontrollmessung vorgenommen. Als ich mich durch eine genügende Zahl von solchen Kontrollmessungen davon überzeugt hatte, daß die Versuchsbedingungen keinen schädigenden Einfluß auf die Gefäßwände ausüben, habe ich weiterhin diese sehr zeitraubenden und auch mühsamen Kontrollmessungen weggelassen.

Nachdem ich in einer Reihe von Versuchen für die Aorta thoracica übereinstimmende Resultate erhalten hatte, verzichtete ich bei meinen weiteren Reizversuchen auf dieses Untersuchungsobjekt, wodurch ich die Lungenresektion und Nebennierenextraktinjektionen zu umgehen in der Lage war. Wenn die Bauchgefäße untersucht werden sollten, dann wurde diese Untersuchung immer zuletzt gemacht, so daß bei der Reizung der Hals- und Extremitätengefäße eine bemerkenswerte Veränderung der normalen Kreislaufsverhältnisse nicht stattgefunden hatte. In den späteren Versuchen habe ich auch nach Eröffnung der Bauchhöhle auf die ursprünglich noch angewandte Nebennierenextraktinjektion verzichtet und die Reizversuche bei dem eben herrschenden Blutdrucke ausgeführt.

Zur elektrischen Reizung bediente ich mich sowohl des konstanten, wie des faradischen Stromes; beide Stromarten erwiesen sich als gleich wirksam, wenngleich es auch häufig den Anschein hatte, als ob der konstante Strom besser wirksam wäre. Von einer regelmäßigen Ueberlegenheit der Wirkung des konstanten Stromes konnte ich mich aber nicht überzeugen. Eine genaue Angabe nach dieser Richtung zu machen, bin ich schon deshalb nicht imstande, weil ich Intensitätsmessungen der verwendeten Ströme nicht angestellt habe. Bei meinen Versuchen handelte es sich nur darum, ob sich das im Körper befindliche und vom Blute durchströmte Gefäß auf elektrische Reize zu kontrahieren vermag; eine Bestimmung der zur Kontraktion erforderlichen Stromstärken war nicht in meinem Versuchsplane gelegen. In beiden Fällen bediente ich mich zur Stromzuleitung sogenannter unpolarisierbarer Thonstiefelelektroden, die ich mit einem entfetteten, kochsalzgetränkten Baumwollfaden ver-

sah, der auf der Thonmasse mehrere Male fest gewickelt wurde und dessen freies Ende der Gefäßwand auflag. Diese Seilelektroden erwiesen sich trotz ihrer unzweifelhaften Nachteile, z. B. des sehr großen Widerstandes, zu meinen Untersuchungen sehr brauchbar, weil sie all den kleinen unvermeidlichen Bewegungen, welche die Polstellen der zu untersuchenden Gefäße ausführen, leicht folgen, ohne daß der Kontakt unterbrochen wird. In den meisten Fällen wurde unter die auf größere Strecken isolierten Gefäße ein Guttaperchapapier untergelegt, welches auch nach der Seite hin die Weichteile, namentlich aber in der Nähe gelegene Nerven vor Stromschleifen schützen sollte. Bei den schwächeren und mittelstarken Strömen darf ich Stromschleifen auf die Umgebung mit Sicherheit ausschließen, bei den allerstärksten in Verwendung gezogenen Strömen waren sie aber trotz dieser Vorsichtsmaßregel nicht ganz zu vermeiden, weil die Gefäße doch immer mehr oder weniger mit einer Flüssigkeitsschichte von warmer physiologischer Kochsalzlösung bedeckt waren, um die störenden Einflüsse der Abkühlung auf die Gefäßwand zu vermeiden. Nach den Untersuchungen von BIEDERMANN (21 u. 22), sowie anderer Autoren ist das scheinbar rasche Absterben der glatten Säugetiermuskeln nur auf eine Erregbarkeitsverminderung durch Abkühlung zurückzuführen. Obzwar man fast mit Sicherheit annehmen darf, daß ein von körperwarmem Blute durchströmtes Gefäß durch Wärmeverlust an die Umgebung eines geheizten oder von der Sommersonne oft überheizten Raumes sich nicht bis zum Schwinden der Erregbarkeit abkühlen dürfte, so wollte ich doch lieber von vornherein den Einwand der Abkühlung der freigelegten Blutgefäße ausschalten. Durch die Befeuchtung, welche natürlich über den Rand des Guttaperchastreifens hinausreichte, konnten bei starken Strömen leicht Stromschleifen auf die Umgebung gelangen, um so die Deutung der Versuche einigermaßen zu erschweren. Stromschleifen sind bei derartigen Versuchen nach zweierlei Richtungen hin gefährlich.

Wenn bei der Carotisreizung durch gleichzeitige Vagusreizung der Blutdruck im arteriellen Systeme sinkt, dann würde natürlich auch die durch den Binnendruck bewirkte Wandspannung der arteriellen Blutgefäße abnehmen müssen, wodurch eine rein passive Durchmesserverkleinerung zustande kommt, die gar nichts mit einer Muskelkontraktion zu thun hat. Das gleiche gilt natürlich bei der Reizung der Brustaorta für den Herzvagus und die anderen Nerven, welche den allgemeinen Blutdruck zu verändern imstande sind. Stromschleifen auf die Nervi splanchnici, welche

bei Reizung der großen Bauchgefäße wohl möglich wären, können die Deutung der Versuche nicht erschweren, weil die nach Splanchnicusreizung auftretende Blutdrucksteigerung durch die Kontraktion der Bauchgefäße bedingt ist. Wenn also eine Verengerung der Gefäßdurchmesser trotz eventueller Stromschleifen auf die Nervi splanchnici zu konstatieren ist, dann wird die Frage nach der aktiven Kontraktion unbedingt zu bejahen sein. Dagegen könnte man das Fehlen einer Gefäßverengerung nach elektrischer Reizung der großen Bauchgefäße wohl dahin deuten, daß der durch Splanchnicusreizung gesteigerte Binnendruck durch die Gefäßmuskeln nicht mehr überwunden werden kann, während unter normalen Blutdruckverhältnissen die Gefäßmuskeln eine Gefäßverengerung herbeizuführen imstande wären. Für die Ergebnisse der Reizversuche an den Venen müssen derartige Komplikationen besonders im Auge behalten werden. Andererseits darf nicht vergessen werden, daß durch Splanchnicusreizung der venöse Blutdruck nicht gesteigert wird. Erst wenn das linke Herz den gesteigerten mechanischen Ansprüchen nicht mehr genügt, kann auf dem Umwege des Lungenkreislaufes eine Stauung im rechten Herzen und somit eine Erhöhung des venösen Blutdruckes stattfinden. Das war aber bei meinen Versuchen nicht der Fall, denn sonst hätte ich an dem in der Carotis befindlichen Manometer die entsprechende Blutdrucksteigerung wahrnehmen müssen.

Weiters sind Stromschleifen auf die motorischen Nerven oder auf die Muskeln selbst nicht ohne Bedeutung, weil ich meine Versuchstiere nicht kurarisiert hatte. Einmal kann es durch Muskelaktion zur Erhöhung des Blutdruckes kommen. andererseits konnte aber unter besonderen Verhältnissen durch Kompression central gelegener Venenabschnitte der Blutabfluß aus denselben erschwert werden, wodurch zunächst eine lokale Blutdrucksteigerung in dem peripher von der Kompressionsstelle gelegenen Gefäßabschnitt eintritt. Daß solche Momente namentlich für die Kontraktion der gereizten Venen nicht gleichgiltig sein können, liegt auf der Hand, weil dadurch die Verengerung der Venen entweder beträchtlich erschwert, oder auch ganz verhindert werden kann. Dadurch, daß ich den Blutdruck durch ein in eine Carotis eingebundenes Manometer unter stetiger Kontrolle hielt, war ich imstande, alle Schwankungen des arteriellen Blutdruckes genau zu verfolgen und bei der Deutung meiner Versuchsresultate mit in Rechnung zu ziehen. Bekanntlich lassen sich aber aus den Veränderungen des arteriellen Blutdruckes noch keine sicheren Schlüsse auf das Verhalten des venösen Druckes ziehen, weil die Veränderungen der beiden durchaus

nicht gleichsinnig sein müssen. Ich verweise diesbezüglich nur auf die eingehenden Untersuchungen von KLEMENSIEWICZ (83). Deshalb mußte auch der venöse Druck gesondert beobachtet werden, was durch Einbinden eines Venenmanometers in die Jugularis externa geschah. Es geht bei solchen Versuchen namentlich für die Venen nicht an, endständige Kanülen zu verwenden, weshalb ich T-Kanülen in die Gefäße einband, um die Cirkulation und den Blutdruck nicht zu sehr zu verändern. Die Manometer zeigten keine wesentlich in Betracht zu ziehenden Schwankungen. Abgesehen von den geschilderten Blutdrucksteigerungen, welche namentlich bei den Reizversuchen an den Venen hätten störend wirken können, lag auch die Möglichkeit vor, daß bei Reizungen der Jugularis externa centrale Vagusreizung durch exspiratorische Effekte erhöhend auf den Venendruck einwirkt. Ich habe aber niemals außer bei den stärksten faradischen Strömen irgendwelche Vaguswirkungen auf den Kreislauf und die Atmung gesehen.

Bevor an die Messung der elektrisch gereizten Gefäße gegangen wurde, wirkte der Strom 3—5 Minuten ein; die Messungen selbst erforderten eine Zeitdauer von 5—7 Minuten, so daß ich wohl durch die lange Dauer der Reizung sicher sein kann, der schweren Erregbarkeit der glatten Muskeln mehr als hinreichend Rechnung getragen zu haben. Ob diese langdauernden Reize nicht eine Ermüdung der Muskeln herbeigeführt haben können, ist allerdings eine andere Frage. Wenn man sich die Erfahrungen vor Augen hält, welche langandauernde Reizungsversuche an ausgeschnittenen Muskeln gezeitigt haben, so wird man namentlich bei negativ ausgefallenen Reizversuchen leicht an Ermüdung denken können. Aber in meinen Versuchen war die Cirkulation in der Gefäßwand wenigstens teilweise erhalten, wodurch der Einfluß der Ermüdung wesentlich verringert wird. Ich kann aber andererseits nicht behaupten, daß trotz der schonendsten Präparation der Gefäße die Cirkulation in den Vasis vasorum sich nicht geändert haben sollte. Ueberhaupt muß man bei allen Versuchen an glattmuskeligen Organen mit dem Faktor der raschen Ermüdbarkeit rechnen, seitdem ENGELMANN (40) nachgewiesen hat, daß bei dem von der Cirkulation ausgeschalteten Ureter schon nach einer einmaligen Kontraktion der Einfluß der Ermüdung sich geltend macht, indem unmittelbar nach Ablauf derselben die mechanische Reizbarkeit für einige Zeit erloschen ist. An dem mit normaler Cirkulation versehenen Ureter erscheint aber die Erregbarkeit schon nach wenigen Sekunden wieder. Diese außerordentlich rasche Ermüdbarkeit der glatten Muskeln steht mit ihren physiologischen

Leistungen in einem auffallenden Widerspruch, denn die meisten glattmuskeligen Organe des Tierkörpers sind tonisch erregt. Und was ist denn der Tonus anders als ein dauernder Kontraktionszustand der Muskeln? Es müssen demnach für die rasche Ermüdung der glatten Muskelfasern des Ureters besondere Ursachen vorliegen, die entweder durch die Art der künstlichen Reizung bedingt sind, oder man wäre zu der Annahme gezwungen, daß sich die glatten Muskeln der verschiedenen Organe in Bezug auf ihre Ermüdbarkeit nicht gleichwertig verhalten. Für eine solche Annahme könnte ein Analogon an den quergestreiften Muskeln angeführt werden in dem Verhalten der trüben (roten) und hellen (weißen) Muskeln. Nach den Untersuchungen von Ranvier (122 u. 123) und Grützner (67—69), Bonhöffer (27) und Schott (139) scheinen die trüben Muskeln weniger, bezw. später ermüdbar zu sein als die hellen; auch sterben die hellen Muskeln früher ab, als die trüben, wie aus den Untersuchungen Bierfreund's (24) hervorgeht. wonach die weißen Muskeln eher der Totenstarre anheimfallen als die roten.

Für eine physiologische Verschiedenheit der Ureteren und Blutgefäßmuskel spricht auch noch ein anderer Grund. Bei entsprechender Reizung der Ureteren- oder Darmmuskulatur geht von der Reizstelle eine peristaltische Welle aus, was bei der Gefäßmuskulatur niemals der Fall zu sein scheint. Ueberhaupt ist von einer nach Art der peristaltischen Wellen sich fortpflanzenden Kontraktion an den Gefäßen bisher nichts bekannt geworden. Die S. Mayer'schen Blutdruckschwankungen (105) könnten zwar am ehesten mit peristaltischen Wellen verglichen werden, sie unterscheiden sich aber doch sehr wesentlich von solchen. Unter solchen Umständen muß man sich wohl fragen, auf welchen Momenten zwei so wohlcharakterisierte Bewegungsarten beruhen. Das Naheliegendste ist die Annahme morphologischer, bisher allerdings nicht sichergestellter Verschiedenheiten innerhalb der Klasse der glatten Muskelfasern, so wie sie von den quergestreiften bereits gut bekannt sind. Schließlich ist doch der Uebergang der glatten Muskulatur zur quergestreiften auch kein so scharfer, daß man nicht allerlei Zwischenstufen unterscheiden könnte, denen entsprechende Eigentümlichkeiten in der Funktion zukommen. Wie total verschieden die Funktion morphologisch anscheinend gleicher Gebilde sein kann, ist ja hinlänglich bekannt. Um nur eines der schlagendsten Beispiele anzuführen, nenne ich bloß die Ganglienzellen der Großhirnrinde.

Man könnte aber die erwähnten funktionellen Verschiedenheiten zwischen Ureter und Darmmuskulatur einerseits und Blutgefäß-

muskulatur andererseits auch durch die verschiedenen Innervationsverhältnisse zu erklären versuchen. Am Darm sind intramuskuläre Ganglienzellen als der AUERBACH'sche Plexus und dann der in der Submucosa gelegene MEISSNER'sche Plexus wohlbekannt. Auch für den mittleren Teil des Ureters werden von P. SCHULZ (140 u. 141), DOGIEL (34), R. MAIER (107) und PROTOPOPOW (119) Ganglienzellen beschrieben, während DISSELHORST (33) mit ENGELMANN (40) übereinstimmt, daß der mittlere Teil des Ureters frei von Ganglienzellen gefunden wird. Nach ENGELMANN kommt das peristaltische und antiperistaltische Fortschreiten der Bewegung des Ureters dadurch zustande, daß die Erregung ohne Vermittelung von Ganglienzellen und Nervenfasern direkt von Muskelzelle auf Muskelzelle fortgepflanzt wird. Nach P. SCHULZ dagegen ist die Peristaltik und örtliche Kontraktion, die Einschnürung wie ihr Fortschreiten als ein Reflexphänomen aufzufassen, ebenso wie die spontane Kontraktion. Wir können uns wohl denken, daß die in den Muskeln aufgefundenen Ganglienzellen die Bedeutung eines pheripheren Koordinationscentrums haben könnten und besonders für das Fortschreiten der peristaltischen und antiperistaltischen Bewegung wesentlich seien. Man wird wohl zugeben müssen, daß die Ausbreitung der peristaltischen Welle eine unverkennbare Aehnlichkeit mit einer koordinierten Bewegung besitzt, welche einigermaßen mit den koordinierten Bewegungen der quergestreiften Skelettmuskeln verglichen werden kann, welche gleichfalls von eigenen allerdings im Centralnervensystem gelegenen Koordinationscentren beherrscht werden. Bei den Gefäßen wurde trotz wiederholter Angaben über das Vorhandensein von Ganglienzellen in den Gefäßwänden — ich nenne nur BEALE (12), W. KRAUSE (93), GEBERG (54), JEGOROW (81) — die Existenz von Ganglienzellen daselbst doch nicht anernannt und BARBIERI (4) betont ausdrücklich, daß sich Nervenzellen in den arteriellen Gefäßen des Hundes nicht vorfinden. Man könnte nun aus der jetzt herrschenden Ansicht von dem Fehlen eines eigenen intravaskulären Ganglienapparates den Schluß ziehen, daß aus diesem Grunde an den Gefäßen peristaltische Bewegungen fehlen, weil die für das Zustandekommen einer koordinierten Bewegung nötigen Koordinationscentren hier nicht vorhanden sind. Durch eine solche Annahme ist man aber noch nicht imstande, die geringere Ermüdbarkeit der Gefäßmuskel gegenüber jener der Ureteren bei der direkten elektrischen Reizung zu erklären, so daß die Annahme von verschiedenartig funktionierenden glatten Muskeln immerhin nicht ganz unbegründet erscheint.

Wenn man auch heute keine ähnliche morphologische Trennung innerhalb der Gruppe der glatten Muskeln zu machen in der Lage ist, so finden sich doch bei den verschiedenen glatten Muskeln histologische Differenzen, die vielleicht auch mit Verschiedenartigkeiten in der Funktion zusammenhängen. Nach den herrschenden entwicklungsmechanischen Anschauungen werden wir sogar direkt darauf hingewiesen, daß ein Unterschied in der Struktur mit einem solchen in der Funktion zusammenhängen muß. (Ich werde gelegentlich einer später erfolgenden Veröffentlichung über vergleichende Studien an der glatten und quergestreiften Muskulatur Gelegenheit nehmen, auf diesen Punkt ausführlich einzugehen, weshalb ich mich einstweilen mit dieser Andeutung begnüge.)

Wenn ich nun die Frage der rascheren Ermüdbarkeit der glatten Muskeln für das Verhalten der Gefäßmuskulatur während der von mir vorgenommenen Reizversuche erwäge, so leuchtet es sofort ein, daß eine rasch eintretende Ermüdung eine ursprünglich vorhanden gewesene Kontraktion der Gefäßmuskulatur vollständig verdecken könnte. Während der Dauer der Messungen könnte mir ein Verschwinden einer einmal bestandenen Kontraktion nicht gut entgangen sein, denn sonst hätten die Zahlenwerte für die Durchmesser und Längen der Gefäße vom Beginne bis zum Ende der Reizung konstant zunehmen müssen, da während der Reizung mindestens fünf Messungen ausgeführt worden sind. Immerhin soll gleich an dieser Stelle erwähnt werden, daß ich manchmal aber nicht immer gegen Ende der Reizung größere Durchmesserwerte konstatieren konnte als zu Beginn der Messung. Als Beispiel seien die folgenden Messungen von dem Reizversuche an der Aorta thoracica angeführt.

Hund No. XIV. Blutdruck in der Carotis 135 mm Hg nach vorhergegangener Nebennierenextraktinjektion. Reizung mit 10 Daniell'schen Elementen. Vor Beginn der Messung wirkt der Strom 3 Minuten ein.

Tabelle I.

Messung No.	Durchmesser	Länge
1.	7,8 mm	87,0 mm
2.	7,8 „	87,0 „
3.	7,8 „	86,0 „
4.	8,4 „	86,0 „
5.	8,3 „	86,5 „

Ich erkläre mir dieses Verhalten aus der allmählich nachlassenden Kontraktion der Muskeln infolge beginnender Ermüdung. Dennoch

erweisen sich die Durchmesser- und Längenwerte am Ende der Reizung noch immer kleiner als vor der Reizung, wenn überhaupt ein Erfolg der Reizung zu beobachten war.

Vor der Reizung waren bei 135 mm Hg an Tier XIV gemessen worden:

Tabelle II.

Messung No.	Durchmesser	Länge
1.	9,2 mm	92,0 mm
2.	9,5 „	90,0 „
3.	8,7 „	90,5 „
4.	9,0 „	91,0 „
5.	9,2 „	90,0 „

Die Mittelwerte betragen 9,12 mm für den Durchmesser und 90,7 mm für die Länge vor der Reizung. Dagegen ist während der Reizung das Mittel aus den Durchmesserwerten 8,1 mm und für die Länge 86,5 mm.

In den Fällen, wo keine Kontraktion der Gefäße zu finden war, wechselten die einzelnen während der Reizung erhaltenen Werte von allem Anbeginne an nicht oder nur innerhalb des Messungsfehler ohne eine jede Konstanz, auch wenn ich, wie es öfters zur Kontrolle geschah, sofort nach Beginn der Reizung die Messungen ausführte.

Z. B. Große ausgewachsene Katze (Tier No. XXXII) Blutdruck in der Vena jugularis 80 mm konzentr. $MgSO_4$-Lösung. Reizung mit konstantem Strom, 10 kleine Chromsäure-Tauchelemente. Vor der Messung wirkt der Strom 3 Minuten. Gefäß Vena jugularis externa

Tabelle III.

a. vor der Reizung

Messung No.	Durchmesser	Länge
1.	1,6 mm	29,5 mm
2.	1,5 „	29,0 „
3.	1,5 „	29,0 „
4.	1,4 „	29,0 „
5.	1,4 „	28,5 „
6.	1,5 „	29,5 „

b. während der Reizung

Messung No.	Durchmesser	Länge
1.	1,5 mm	29,5 mm
2.	1,5 „	29,0 „
3.	1,5 „	29,5 „
4.	1,5 „	29,5 „
5.	1,4 „	29,0 „
6.	1,5 „	29,0 „

Die Mittelwerte sind vor der Reizung für den Durchmesser 1,48 mm, für die Länge 29,08 mm; während der Reizung für den Durchmesser 1,48 mm, für die Länge 29,25 mm.

Da unter ganz gleichen Versuchsbedingungen an den einen Gefäßen — Arterien — Kontraktion während der elektrischen Reizung eintrat, während sie an den anderen — Venen — ausblieb, so glaube ich nicht, daß in der vom Beginne der Reizung bis zum Anfang der Messung verstrichenen Zeit gerade an den sich nicht kontrahierenden Gefäßen die Ermüdung im Spiel sein sollte, während sie bei den anderen nicht zur Wirkung kommt. Da sich in meinen Versuchen an den gereizten Gefäßen die Kontraktionen durch einige Minuten lang erhielten, so kontrastieren meine Befunde auch hierin mit den von Engelmann über die Ermüdung der glatten Muskeln des Ureters gemachten Angaben.

Jedenfalls geht aus meinen Versuchen hervor, daß die Ermüdung für das Ausbleiben der Gefäßverengerung an den Venen nach deren elektrischer Reizung nicht verantwortlich gemacht werden kann. Damit habe ich die Versuchsanordnung und die eventuellen Versuchsfehler einer eingehenden Kritik unterzogen und kann nunmehr an die Darstellung der Versuchsresultate selbst gehen, indem ich einige Beispiele von den verschiedenen untersuchten Gefäßen anführe. Von einer ausführlichen Mitteilung sämtlicher im großen und ganzen gleichlautenden Versuchsergebnisse glaube ich mit Recht Abstand nehmen zu dürfen.

D. Reizversuche an den Arterien.

1. Durchmesserveränderungen.

Sämtliche Reizversuche an den Arterien ergaben positive Resultate. Sie stimmen, wie nicht anders zu erwarten war, mit den Angaben sämtlicher Autoren überein. Immerhin muß es besonders auffallen, daß die Durchmesserverkürzungen an den untersuchten Gefäßen verhältnismäßig geringe sind, denn in meinen Versuchen wechseln die Durchmesserverkürzungen zwischen 24 Proz. und 8 Proz. vom Werte vor der Reizung. Nur ganz ausnahmsweise habe ich noch geringere Verkürzungen gesehen, so z. B. 7,14 Proz. für die Aorta thoracica von Tier No. X und 6,42 Proz. für die Aorta abdominalis bei Tier No. XX. In meinen Versuchen weist die Carotis die höchsten prozentualen Verkürzungen auf; jedoch sind die Verhältnisse bei den verschiedenen Tieren erheblichen Schwankungen unterworfen, so daß ich meine eigenen Untersuchungen nicht für zahlreich genug erachte, um eine Reihenfolge der einzelnen Gefäße bezüglich ihres Durchmesserverkürzungsvermögens aufstellen zu können.

Als Beleg für meine Ausführungen seien einige Beispiele angeführt:

Tabelle IV.

Tier No.	Druck mm Hg	Gefäß, Arteria	Durchmesser vor der Reizung mm	Durchmesser während der Reizung mm	Verengerung in Proz. vom Ausgangswert	Reiz und Reizdauer
X	110,0	Aorta thoracica descendens	7,20	6,40	11,11	konst. 3, Dan. 3′
XIV	135,0	Aorta thoracica descendens	9,12	8,10	11,18	konst. 10, Dan. 5′
XIV	135,0	Carotis	3,73	2,95	20,91	desgl.
XV	120	Aorta abdominalis	5,32	4,57	13,73	desgl.
XV	120	Carotis	3,00	2,36	24,67	desgl.
XX	120	Femoralis	2,66	2,33	12,82	farad. RA θ 7′
XX	120	Aorta abdominalis	5,92	5,54	6,42	desgl.
XXXIV	145	Carotis	3,60	3,00	16,67	farad. RA 8 cm 7′

Bezüglich des Verhaltens der kleinen Hautäste habe ich nichts Weiteres zu erwähnen, sie kontrahieren sich auf Reizung mit dem elektrischen Strom.

Ferner habe ich auch **Reizversuche am Froschmesenterium und an der Schwimmhaut** angestellt. Einem vorsichtig curarisierten Frosch wird unter Vermeidung jeglicher Zerrung eine Darmschlinge aus der Bauchhöhle hervorgezogen und auf einem Korkring, der auf eine Glasplatte festgekittet ist, festgesteckt. Das ganze Mesenterium wird fortwährend mit physiologischer Kochsalzlösung berieselt. Zur direkten Reizung der Gefäße werden ein Paar feine Pinselelektroden auf das Mesenterium aufgesetzt. Die Reizung erfolgt sowohl mit dem konstanten als faradischen Strome. Nach Einstellung des Präparates wird einige Zeit gewartet, damit etwaige Störungen in der Cirkulation, welche durch die Vorbereitung aufgetreten sein könnten, sich ausgleichen.

Der Erfolg der faradischen Reizung oder der mit konstantem Strom ist ein sehr wechselnder. Wählt man einen so starken Strom, daß der Darm mitgereizt wird, dann tritt eine krampfhafte Kontraktion des Darmes ein, so daß er sehr stark verengt erscheint. Ein so kontrahierter Darm ist blaß. Die Arterie des Mesenteriums hat nur im Beginn der Reizung eine leichte Verengerung gezeigt, die aber sehr rasch verschwindet. Es tritt während der Reizung eine Verlangsamung des arteriellen Blutstromes ein,

die einzelnen Pulse sind langsamer, aber mächtiger (Vaguspulse). Dabei hat sich die Arterie sogar erweitert, denn das Abströmen des Blutes nach dem Darm ist auf ein Minimum reduziert. So erklärt es sich sehr leicht, warum Biedl (23) in seinen Versuchen keinen Erfolg der elektrischen Reizung sehen konnte. Gelingt es aber, die Stromstärke richtig abzustufen, dann erweisen sich auch die Arterien des Froschmesenteriums reizbar, es wird der lichte Durchmesser deutlich verengt. Ein gleiches gilt auch für die Arterien der Schwimmhaut. Aber ich habe doch auch öfter keinen Erfolg der Reizung wahrnehmen können. In solchen Fällen erwies sich auch die Reizung der Gefäße vom Nerven aus erfolglos. Es wurde zu diesem Zwecke der Nervus ischiadicus am Oberschenkel freigelegt und mit den gleichen Elektroden gereizt. Gewöhnlich trat bei Nervenreizung eine sehr bedeutende Verengerung der beobachteten Arterien ein, das Lumen wurde deutlich verengt, der Blutstrom wurde langsamer. In einzelnen Fällen war die Verengerung so groß, daß das Lumen nur noch von einzelnen Blutkörperchen passiert werden konnte. Stets erwies sich die Reizung vom Nerven aus wirksamer als die direkte Reizung der Schwimmhaut.

Als Beispiele der Reizversuche am Frosch seien folgende angeführt. Die Messung geschieht mit dem Okularmikrometer in Okular No. III und dem Objektiv No. II von Seibert (Wetzlar). Die Zahlen bedeuten Teilstriche des Mikrometers.

Tabelle V.

Ort der Reizung	Durchmesser vor der Reizung	Durchmesser während der Reizung	Verengerung in Proz. vom Ausgangwert	Reiz und Reizdauer
Mesenterium, Arterie direkte Reizung	40,00	25,00	37,50	konst. 12, El. 3′
	40,00	21,33	47,50	konst. 12, El. 5′
Mesenterium, Arterie direkte Reizung	35,00	28,00	20,00	farad. RA 7 cm 2′
	35,00	27,00	22,86	farad. RA 7 cm 3′
Schwimmhaut, Arterie direkte Reizung	15,00	8,00	46,67	farad. RA 7 cm 5′
Schwimmhautarterie, Reizung des Nervus ischiadicus	15,00	5,00	66,67	desgl.

2. Längenveränderungen.

Was nun die nach elektrischen Reizungen an den Arterien auftretenden Längenveränderungen anbelangt, so konnte ich folgendes Verhalten beobachten. Im allgemeinen schwanken die an den untersuchten Arterien zu beobachtenden Verkürzungen innerhalb ziemlich enger Grenzen, nämlich zwischen 6,87 Proz. und —0,24 Proz. Das heißt, es hatte sich im letzteren Falle während der Reizung eine unbedeutende Verlängerung eingestellt. Diesen ganz geringfügigen Verlängerungen muß ich nach meiner früheren ausführlichen Kritik des von mir geübten Messungsverfahrens jede Bedeutung absprechen, weil die Messungsfehler etwa 1,88 Proz., also rund 2 Proz. betragen dürften. Entsprechend der geringeren Längsspannung zeigte die Aorta thoracica die relativ größte Verkürzung. Nur einmal habe ich an einer Carotis eine Verkürzung von 9,17 Proz. in meinen Versuchsprotokollen (Tier XX) verzeichnet. Ich vermute aber, daß es sich hier um einen mir allerdings nicht auffindbaren Versuchsfehler handelt. Oftmals war auch an der Carotis die beobachtete Verkürzung Null. Im folgenden gebe ich wieder einige Beispiele.

Tabelle VI.

Tier No.	Druck mm Hg	Gefäß, Arteria	Länge vor der Reizung	Länge während der Reizung	Verkürzung in Proz. vom Ausgangswert	Reiz und Reizdauer
XIV	135	Aorta thoracica descendens	90,70	86,50	4,20	konst. 10, Dan. 5′
XIV	135	Carotis	40,30	38,45	1,85	desgl.
XII	90	Aorta thoracica descendens	80,00	77,60	3,00	konst. 3, Dan. 5′
XV	120	Carotis	38,60	35,95	6,87	konst. 10, Dan. 5′
XV	120	Aorta abdominalis	73,60	74,00	—0,40	desgl.
XV	120	Femoralis	33,00	33,60	—0,60	desgl.
XX	120	Carotis	45,80	41,60	9,17	farad. RA 5 cm 7′
XX	120	Aorta abdominalis	67,17	67,33	—0,24	desgl.
XX	120	Femoralis	24,90	25,24	—1,37	desgl.
XXXII	130	Carotis	26,50	26,00	1,09	konst. u. farad.
XXXIII	120	Carotis	69,00	69,00	0,00	desgl.
XXXIV	145	Carotis	31,20	31,09	0,53	farad. RA 8 cm 7′
XXXI	140	Femoralis	23,90	23,40	2,14	farad. RA0 7′

Aus dieser Tabelle geht ferner hervor, daß die Aorta abdominalis und Arteria femoralis keiner in Betracht kommenden Verkürzung

fähig sind. Das wechselnde Verhalten der Verkürzungen, namentlich der Arteria carotis, kann uns nicht wunder nehmen, da ich bereits in meiner früheren Arbeit (49) über das wechselnde Verhalten der Längsspannung der Halsgefäße die nötigen Angaben gemacht habe. Das Fehlen irgend einer zu berücksichtigenden Verkürzung der Aorta abdominalis und Femoralis während ihrer Reizung stimmt gleichfalls mit meinen früheren Beobachtungen über das Verhalten der Längsspannung an diesen Gefäßen überein, denn die Aorta abdominalis und Arteria femoralis stehen bezüglich ihrer Längsspannung in den von mir untersuchten Fällen immer an erster Stelle.

Wenn wir die geschilderten Verhältnisse an den Arterien zusammenfassend überblicken, dann müssen wir sagen, daß die elektrisch gereizte Gefäßmuskulatur zwar eine wesentlich in Betracht zu ziehende Gefäßverengerung durch Durchmesserverkleinerung zu bewirken imstande ist, während eine Längenverkürzung entweder ganz fehlt oder nur in erheblich geringem Grade möglich erscheint, der eine praktische Bedeutung kaum zuerkannt werden darf.

E. Reizversuche an den Venen.

Man hätte nun erwarten dürfen, daß die Reizversuche an den Venen genau die gleichen Ergebnisse zu Tage fördern würden wie die an den Arterien angestellten. Das ist in meinen Versuchen aber durchaus nicht der Fall gewesen, indem sämtliche von mir an den Venen ausgeführten elektrischen Reizungen ausnahmslos erfolglos verlaufen sind. Es zeigte sich dabei weder eine Verengerung noch eine Verkürzung. Wenn überhaupt ein beachtenswerter Erfolg eintrat, so war es der, daß unter dem Einflusse der auf die Umgebung gelangten Stromschleifen der Venendruck um 15—25 mm $MgSO_4$ oder 1—2 mm Hg anstieg und dann eine merkliche Durchmesserzunahme infolge dieser an und für sich geringen Drucksteigerung bewirkte. So hatte ich Gelegenheit, einmal bei Tier XXIV an der Vena cava inferior eine Durchmesserzunahme von 3,19 Proz. während der Reizung zu beobachten. Aehnliche Beobachtungen habe ich regelmäßig machen können, wenn ich die Reizströme bis zu dem mir möglichen Maximum verstärkte. Aber auch bei diesen außerordentlichen Stromstärken zeigten die Längen keine in Betracht kommende Verkürzung, weil die während der Reizung beobachteten Verkürzungen nur zwischen +1 Proz. und —1,79 Proz. vom Werte vor der Reizung abweichen.

Zunächst sollen wieder einige Beispiele für das Verhalten der Durchmesser während der Reizung angeführt werden.

Tabelle VII.

Tier No.	Druck mm	Gefäß, Vena	Durchmesser vor der Reizung mm	Durchmesser während der Reizung mm	Abnahme in Proz. von der Ausgangsgröße	Reiz und Reizdauer
XXII	9,0 Hg	Femoralis	4,00	3,92	2,00	konst. 4, Dan. 5′
XXII	80,0 $MgSO_4$	Jugularis ext.	2,74	2,77	—1,09	desgl.
XXII	9,0 Hg	Femoralis	4,00	3,97	0,78	konst. 8, Dan. 5′
XXII	80,0 $MgSO_4$	Jugularis ext.	2,74	2,76	—0,73	desgl.
XXII	9,0 Hg	Femoralis	4,00	3,92	2,00	farad. RA θ 7′
XXII	80,0 $MgSO_4$	Jugularis ext.	2,74	2,69	1,83	desgl.
XXIV	8,00 „ in der Jug. ext.	Cava inferior	7,10	7,32	—3,19	konst. 10, Dan. 4′
XXIV	80,0 $MgSO_4$	Jugularis ext.	3,64	3,70	—1,65	desgl.
XXV	280,0 „	Femoralis	3,40	3,42	—0,59	farad. RA θ 5′
XXV	105,0 „	Jugularis ext.	3,66	3,68	—0,55	desgl.
XXII	80,0 „ in der Jug. ext.	Cava inferior	7,88	7,90	—0,25	desgl.
XXXII	80,0 $MgSO_4$	Jugularis ext.	1,50	1,48	1,33	konst. 16. Kleine Chroms.-Elem. 5′
XXXII	80,0 „	Jugularis ext.	1,50	1,50	0,00	farad. RA θ 5′
XXXII	120,0 „	Femoralis	1,59	1,60	—0,63	farad. u. konst.
XXXIII	80,0 „	Jugularis ext.	7,15	7,30	—2,10	farad. RA θ 7′
XXXIII	80,0 „ in der Jug. ext.	Portae	13,00	12,80	1,55	farad. u. konst.
XXXIV	16,0 H_2O	Jugularis ext.	4,40	4,37	0,68	farad. RA 8 cm 7′
XXXIV	12,0 Hg in der Femoralis	Cava inferior	5,73	5,73	0,00	desgl.
XXXIV	12,0 Hg in der Femoralis	Portae	7,60	7,63	—0,40	desgl.

Was das Verhalten der kleinen Hautvenen bei ihrer Reizung anbelangt, so konnte ich bei wiederholten Reizungen der kleinen Hautvenen des Kniees und an anderen Stellen der unteren Extremitäten mit freiem Auge keine Abnahme des Durchmessers konstatieren.

Gleiche Resultate ergeben auch die mikroskopischen **Beobachtungen am Froschmesenterium, sowie an der Schwimmhaut.** Während die Arterien auf die Reizung hin sich verengten, blieb das Venenlumen unverändert. Erst wenn die Verengerung der Arterien sehr bedeutend war, so daß der Blutstrom wesentlich vermindert wurde, stellte sich später an den Venen eine geringe Verengerung bei Sistieren der Cirkulation ein, die aber nur eine rein passive wegen schwächerer Füllung der Vene sein kann. Sehr schön tritt

der Unterschied zwischen Venen und Arterien hervor, wenn die Reizung vom Ischiadicus aus erfolgt. Auch hier kontrahiert sich die Arterie mächtig, ohne daß an der Vene noch eine Spur irgend einer Verengerung wahrzunehmen gewesen wäre. Erst bei sehr großer Störung des arteriellen Zuflusses tritt eine passive Verengerung der Vene ein, die aber häufig auch dann noch fehlt.

Ich kann die Beobachtungen der Cirkulation während der elektrischen Reizung am Mesenterium des Frosches nicht verlassen, ohne noch auf einen Punkt hinzuweisen, der leicht zu irrigen Angaben führt. Während der Darm sich sehr stark kontrahiert und dem arteriellen Blute keinen oder nur sehr geringen Durchtritt gewährt, findet man das Venenlumen relativ enger, das Arterienlumen aber mächtig erweitert gegenüber vor der Reizung. Man kann unter dem Mikroskope ganz gut verfolgen, wie mit der Kontraktion der Darmschlinge das Blut aus den Venen abströmt, ohne daß eine entsprechende Blutmasse nachrückt. Der Inhalt der Venen wird passiv ausgepreßt, was eine Verengerung ihres Lumens wegen der nunmehr fehlenden Blutfüllung zur Folge hat. Die Venen müssen dann wie alle leeren Gefäße mehr oder weniger kollabieren. Solche Beobachtungen können leicht zu Täuschungen führen, indem man diese passiven Verengerungen für aktive hält, worauf später gelegentlich der Versuche von Tompson (170), Mall (104) und anderen zurückzukommen sein wird.

Tabelle VIII.

Ort der Reizung	Durchmesser vor der Reizung	Durchm. während der Reizung	Verengerung in Proz. von der Ausgangsgröße	Reiz und Reizdauer
Schwimmhaut, Vene, direkte Reizung	25,00	25,00	0,00	farad. RAθ, 8′ u. konst. 15 kleine chroms. El. 10′
Schwimmhaut, Vene, Reizung d. Nerv. ischiad.	20,00	20,00	0,00	farad. RAθ 8′
Mesenterium, Vene, direkte Reizung	45,00	45,00	0,00	konst. 14 kleine chroms. El. 10′
	45,00	45,00	0,00	konst. 14 kleine chroms. El. 3′ u. 4′
Mesenterium, Vene, direkte Reizung	45,00	45,00	0,00	farad. RA 8 cm′ 3′
	45,00	47,00	—4,44	farad. RAθ 5′

Als weitere Belege für meine Angaben über die Folgen der direkten Venenreizung am Säugetier seien die beobachteten Längenänderungen aus einigen Versuchen tabellarisch angeführt.

Tabelle IX.

Tier No.	Druck mm	Gefäß, Vena	Länge vor der Reizung	Länge während der Reizung	Verkürz. in Proz. von der Ausgangsgröße	Reiz und Reizdauer
XXII	9,0 Hg	Femoralis	39,90	39,50	1,00	konst. 4 Dan. 7'
XXII	80,0 $MgSO_4$	Jugularis ext.	33,40	33,50	—0,30	desgl.
XXII	9,0 Hg	Femoralis	39,90	40,00	—0,25	konst. 8 Dan. 7'
XXII	80,0 $MgSO_4$	Jugularis ext.	33,40	34,00	—1,79	desgl.
XXII	9,0 Hg	Femoralis	39,90	39,50	1,00	farad. RAθ 7'
XXII	80,0 $MgSO_4$	Jugularis ext.	33,40	34,00	—1,79	desgl.
XXII	10,0 Hg in der Femoralis	Cava inferior	76,00	76,00	0,00	desgl.
XXIV	12,0 Hg in der Femoralis	Cava inferior	79,40	78,60	1,00	konst. 10 Dan. 5'
XXV	280,0 $MgSO_4$	Femoralis	43,00	43,00	0,00	farad. RAθ 5'
XXV	105,0 $MgSO_4$	Jugularis ext.	55,00	54,90	0,18	desgl.
XXXI	250,0 $MgSO_4$	Femoralis	28,97	29,20	0,79	konst. u. farad.
XXXI	100,0 $MgSO_4$	Jugularis ext.	41,72	42,10	—0,91	desgl.
XXXIII	80,0 $MgSO_4$	Jugularis ext.	76,00	76,00	0,00	desgl.
XXXIII	80,0 $MgSO_4$ in der Jugularis	Portae	39,00	38,00	2,56	desgl.
XXXIV	160 H_2O	Jugularis ext.	34,40	34,30	0,29	farad. RA 8 cm 5'
XXXIV	12,0 Hg in der Femoralis	Cava inferior	43,86	43,25	1,39	desgl.
XXXIV	12,0 Hg in der Femoralis	Portae	14,75	15,00	—1,69	desgl.

Auf Grund dieser Versuche muß ich sagen, daß die Venen aktiv, das heißt durch Kontraktion ihrer Muskulatur, weder ihren Durchmesser noch ihre Länge zu verkürzen imstande sind.

F. Die funktionelle Bedeutung der Längsmuskulatur der Gefässe und der Mechanismus der Gefässerweiterung.

Meine Beobachtungen über die nach elektrischen Gefäßreizungen auftretenden Längenveränderungen scheinen eine Modifikation der jetzt darüber herrschenden Anschauungen zu bedingen. Einmal zeigt sich die Längenveränderung, wie nicht anders zu erwarten war, sehr wesentlich abhängig von der Längsspannung der Arterien. Ich habe bereits in meiner früheren Arbeit (49) ausführlich erörtert, daß die Längsspannung an den verschiedenen Gefäßen nicht gleich groß ist. An denjenigen Arterien, deren Längsspannung über dem mittleren Blutdruck liegt, wie z. B. bei der Aorta abdominalis und Arteria femoralis kommt eine Längenänderung durch die Gefäßmuskeln überhaupt nicht zustande, während sie an den anderen Arterien von ge-

ringerer Längsspannung zwar nicht regelmäßig, aber dennoch beobachtet werden kann. Aber selbst in jenen Fällen, wo Verkürzungen der Gefäße beobachtet werden konnten, waren diese wesentlich geringer als die entsprechenden Durchmesserverkleinerungen; die prozentualen Längenverkürzungen betragen in der Regel nur einen sehr geringen Bruchteil jener der Durchmesser. Wir werden deshalb der funktionellen Bedeutung der Längsmuskulatur keine zu große Rolle zuerteilen dürfen, wie es meiner Meinung nach von einigen Autoren dennoch geschehen ist. So haben v. Anrep und Cybulski (1) zwei selbständige neuromuskuläre Apparate in der Gefäßwand angenommen, von denen der eine erweiternd, der andere verengernd wirken soll. Als Verengerer (Konstriktoren) wirken die Ringmuskeln, als Erweiterer (Dilatatoren) die Längsmuskeln. Diese Anschauungen gründen sich auf die von S. Exner (44) veröffentlichten Untersuchungen, die auf Grund einer theoretischen Analyse zeigen, daß die Längsmuskeln bei ihrer Kontraktion das Rohr zu verkürzen und zugleich das Lumen zu erweitern vermögen, während die Ringmuskeln, welche bei ihrer Kontraktion das Lumen verengen, zugleich die betreffenden Teile des Rohres verlängern. Die Autoren, welche sich auf Exner stützen und das von ihm nur allgemein entwickelte Prinzip ohne weiteres auf die Blutgefäße übertragen, scheinen ganz und gar übersehen zu haben, daß Exner sich gerade bezüglich der Blutgefäße sehr reserviert ausspricht. So heißt es an einer Stelle: „Nun ist zwar kein Zweifel, daß in den meisten Gefäßen eine direkte Erweiterung nicht stattfinden kann, in vielen anderen Röhren des tierischen Körpers aber giebt es eine direkte Erweiterung durch Muskelaktion". Weiter sagt Exner: „Es liegt auf der Hand, daß die geschilderte Art der Erweiterung schon aus Mangel an Spielraum bei den Gefäßen im allgemeinen nicht stattfinden kann. Auch kommt hier noch in Betracht, daß die Längsfasern wohl in den Venen zur Beobachtung kommen, in den Arterien zum Teil aber ganz fehlen, zum Teil entweder nur in der Adventitia vorkommen oder in so geringer Anzahl vorhanden sind, daß man ihnen keine bedeutende Rolle beimessen kann." Es ist also nicht richtig, sich bezüglich der erweiternden Kraft der Längsmuskulatur der Gefäße auf Exner berufen zu wollen. Mit Exner's Anschauungen stimmen auch die Ergebnisse meiner Versuche vollkommen überein. Wenn wir schon gefäßerweiternde Einflüsse zugestehen müssen, so bleibt uns nichts anderes übrig, als sie auf eine Tonusverminderung der Ringmuskulatur zu beziehen, da gerade an den kleinen Arterien die Längsmuskeln fehlen und an den

größeren Arterien zufolge deren Längsspannung die Längsmuskulatur keine oder nur eine sehr geringe Verkürzung hervorzubringen vermag. Die Frage, ob sich jemals im Körper des lebenden Individuums eine Arterie durch Muskel**kontraktion** zu erweitern vermag, scheint der Beantwortung überhaupt nicht zugänglich zu sein. Eine einfache Ueberlegung lehrt uns, daß die Gefäßmuskeln sich immer in einem gewissen Kontraktionszustande befinden müssen. Wir wissen im allgemeinen, daß der Muskel wie alle anderen irritablen Gebilde auch mechanisch reizbar ist. Die Gefäßmuskulatur wird aber von einer rhythmischen Folge mechanischer Reize getroffen, welche durch die pulsatorischen Dehnungen der Gefäßwand dargestellt werden. Da nun nach den Untersuchungen von A. Fick (45), Ludwig und Luchsinger (100), Biedermann (20), Engelmann (41) und anderer Autoren eine Dehnung der glatten Muskeln als Reiz wirkt, so werden die Gefäßmuskeln fortwährend von einer Reihe mechanischer Reize getroffen. Auch Bayliss (9) nimmt an, daß die Gefäßmuskeln durch Druckschwankungen direkt gereizt werden. Weiterhin giebt P. Schulz (142) an, daß jeder genügend starken mechanischen Reizung der glatten Muskeln eine Zusammenziehung folgt. Die Reizung durch den Tetanomotor am atropinisierten Muskel verstärkt zwar die Intensität und Dauer der Kontraktion, aber zu einem Tetanus kommt es nicht. Auch Engelmann (40) sah nach bloßem Streichen des Ureters mit einer Nadel Kontraktion und Peristaltik auftreten. Es scheint mir sehr wahrscheinlich, daß bei dem langsamen Kontraktionsablauf an glatten Muskelfasern durch die sich folgenden Dehnungen bei normaler Pulsfrequenz ein Tonus (Tetanus) der Gefäßmuskulatur hervorgerufen wird. Für diese Erwägung kann es gleichgiltig sein, ob nervöse Elemente beim Zustandekommen dieses Tonus mitwirken müssen, wie Schultz annimmt, oder nicht. Ich vermute, daß die Gefäßmuskulatur auch ohne nervösen Einfluß durch mechanische Reize allein in Tetanus versetzt werden kann, wofür ich später experimentelle Belege vorzulegen hoffe. Vermindert sich nun aus irgend einem Grunde der Tonus der Gefäßmuskeln, dann nimmt die Weite des Gefäßes zu, weil jeder erschlaffte oder weniger kontrahierte Gefäßmuskel länger ist als ein stärker kontrahierter. Dazu kommt dann noch die dehnende Kraft des Blutstromes, welche ceteris paribus einen schwächer kontrahierten Muskel stärker dehnen wird als einen stärker kontrahierten. Diese durch Tonusverminderung der Gefäßmuskeln herbeigeführten Erweiterungen können aber nicht als aktive angesehen werden. Wir können alle an den Gefäßen ablaufenden Durch-

messerschwankungen hinreichend erklären, wenn wir nur Tonus vermehrende und vermindernde Einflüsse für die **Ringmuskeln** annehmen. In diesem Sinne haben auch Goltz (61), Ostrumoff (112), Kendall und Luchsinger (82), Stricker (152), Piotrowski (115) und andere Autoren die Gefäßerweiterung aufgefaßt, während Claude Bernard (18) sagt, daß die Existenz einer Ringmuskelschicht allein den Vorgang der Gefäßerweiterung nicht zu erklären vermag.

Auch Bardeleben (7) mißt der Längsmuskulatur der Gefäße eine hervorragende funktionelle Rolle zu; aber er sagt ausdrücklich in Uebereinstimmung mit Exner, daß in sehr vielen Fällen die vorhandenen Längsmuskeln eine Erweiterung des Gefäßes herbeizuführen nicht imstande sind. Sie können aber, wie er meint, einer Verengerung entgegenwirken; in der Mehrzahl der Fälle werden sie die Gefäßwand gespannt, das Lumen in gleichbleibender Weite offen erhalten, sie werden ferner der Nachdehnung der Gefäße an den Gelenken widerstreben. Ich glaube, auch Bardeleben überschätzt die Wirkung der Längsmuskeln sehr, denn die Gefäße sind im Körper durch die Längsspannung schon genügend gespannt, dazu bedarf es gar nicht erst der Längsmuskeln. Meiner Meinung nach kommen die letzteren bloß bei der Vermehrung der elastischen Widerstände der Gefäßwand in Betracht. Der Annahme Bardeleben's (6 u. 7), daß die Längsmuskulatur der Arterien, namentlich aber die der Venen den Zweck habe, der elastischen Nachwirkung entgegenzutreten, wie sie durch die Gelenkbewegungen hervorgerufen werden, kann ich aus verschiedenen Gründen nicht beipflichten. Bardeleben sagt: „Bei nur einigermaßen schnellen und ausgiebigen Bewegungen unserer Extremitäten ist es absolut unmöglich, daß die Venen kraft ihrer eigenen Elastizität im Gleichgewicht zwischen Spannung und Ausdehnung bleiben. Bei sehr kleinen Bewegungen oder sehr langsam vor sich gehenden ist es möglich, sobald aber nur einer dieser Faktoren die Zeit oder die Belastung einigermaßen ins Gewicht fällt, d. h. die Zeit gering und die letztere erheblich ins Gewicht fällt, muß ein Mißverhältnis eintreten ..... Wir würden die Venen in allen möglichen Stadien der elastischen Nachwirkung antreffen müssen, wenn wir ihren momentanen Zustand direkt erforschen könnten, falls es eben nicht besondere Einrichtungen im Organismus gäbe, welche der Elastizität der Venen zu Hilfe kommen. Diese Funktion haben, wie ich nur kurz andeute, die Muskeln der Wandung."

Meine Versuche haben aber gezeigt, daß die Venenmuskulatur

überhaupt nicht imstande ist, eine Verengerung oder Verkürzung des Gefäßes herbeizuführen. Da nun bei den Beugungen der Gelenke die schon an und für sich bestehende Längsspannung der Venen an der Streckseite, bei Streckung die Längsspannung der an der Beugeseite befindlichen Venen wesentlich erhöht wird, so kann um so weniger erwartet werden, daß die Längsmuskulatur diese durch die Bewegung beträchtlich vergrößerte Längsspannung zu überwinden vermöchte. Ferner geht aus den Untersuchungen TRIEPEL's (172 u. 174) hervor, daß gerade der glatte Muskel der elastischen Nachwirkung in sehr ausgesprochenem Maße unterliegt, während das elastische Gewebe eine größere und sehr vollkommene Elastizität zeigt und ferner eine nur geringe und rasch ablaufende Nachwirkung erkennen läßt. Gelegentlich meiner Dehnungsversuche an Venen (49) konnte ich mich, wie bereits damals hervorgehoben wurde, davon überzeugen, daß die Venen eine zwar kleine, aber vollkommene Elastizität besitzen, welche wir nach TRIEPEL's Untersuchungen in erster Linie ihrem Gehalt an elastischen Fasern zuschreiben müssen.

G. Die Funktion der Venenmuskulatur.

Am auffallendsten müssen die Ergebnisse meiner Reizversuche an den Venen erscheinen, denn sie stehen mit den meisten Angaben der bisherigen Litteratur im schroffsten Gegensatz. So hat BANKROFT (3) bei kurarisierten Ratten und Kaninchen nach elektrischer Reizung des einen Nervus ischiadicus an den oberflächlichen Venen der Außenseite des Hinterbeines eine deutliche, aber sehr unregelmäßig lokalisierte Kontraktion der oberflächlichen Hautvenen gesehen, nachdem zur Ausschaltung der arteriellen Blutdruckschwankungen die Aorta zuvor unterbunden worden war. Da mir die Originalarbeit nicht zugänglich ist, fehlt mir jede Beurteilung des Versuches. Aehnliche Beobachtungen hat auch TOMPSON (170) gemacht. Auch dieser Autor unterbindet die Aorta und reizt den Nervus ischiadicus oder den Nervus cruralis und beobachtet die Hautvenen der hinteren Extremität. Die Aortenunterbindung wurde unterhalb der letzten Rippe vorgenommen. Da die Hautvenen auch nach der Aortenunterbindung noch eine mittlere Blutfüllung zeigten, so bestand jedenfalls ein Kollateralkreislauf, der vielleicht durch die Mamaria externa und Bauchdeckengefäße vermittelt war, so daß die im arteriellen Gefäßgebiete sich abspielenden Veränderungen auch mit in Frage kommen konnten. Für die von TOMPSON beobachteten lokalen Kontraktionserscheinungen,

die übrigens sehr unregelmäßige sind, müssen andere Ursachen noch in Frage kommen. Es könnten die kleinen ringförmigen Einschnürungen der feinsten Hautvenen einfach durch die beim Hunde stärker entwickelten Hautmuskeln (Arrectores pilorum) entstanden sein, so daß an einzelnen Stellen eine mechanische Kompression der Venen leicht möglich ist. In einer anderen Versuchsreihe wurde der Druck in der Vena cava nach centralem Verschluß derselben beobachtet. Während der Nervenreizung trat zumeist eine Drucksenkung im Manometer ein, in einer Zahl von Fällen trat aber eine Drucksteigerung von 4 cm Wasser auf, nachdem zuvor bei Verschluß der Vena cava das Manometer um den gleichen Betrag gestiegen war. Da in den Versuchen nicht angegeben wird, wie lange Zeit zwischen dem Venenverschluß und der Nervenreizung gewartet wurde, so läßt sich nicht sagen, ob das Manometer nicht auch ohne die Reizung noch um den eigentlich geringen Betrag von 4 cm H_2O gestiegen wäre. Jedenfalls ist ein Druckanstieg von 4 cm H_2O nach einer totalen Abklemmung der Vena cava inferior ein auffallend niedriger Wert. Die Drucksenkung während der Nervenreizung kann nur auf eine Behinderung des arteriellen Blutzuflusses zurückgeführt werden. Denn hätten sich die Venen kontrahiert, dann wäre ihr Inhalt unter einen höheren Druck versetzt worden, es hätte also das Manometer steigen müssen. Ferner wird auch nicht angegeben, wie sich der Autor von der zureichenden Kurarisierung des Tieres überzeugt hat. Es ist eine bekannte Erfahrung, daß trotz des vollständigen Fehlens spontaner Bewegungen nach Kurarevergiftung die Muskeln noch eine längere Zeit hindurch auf elektrische Reizung des Nerven reagieren. Dieses Verhalten bietet eine bedenkliche Fehlerquelle bei allen Versuchen an kurarisierten Tieren, da für gewöhnlich eine Prüfung der Muskelreaktion nach dieser Richtung hin unterbleibt. Aus dem Voranstehenden ergiebt sich, daß die Tompson'schen Versuche nicht als eindeutig angesehen werden können, mithin kann auch der von Tompson gezogene Schluß, daß die Hautvenen des Kaninchen- und Hundebeines vom Nerven aus zur Verkürzung gebracht werden können, nicht als sicher bewiesen gelten.

Auch Jegorow (81) beschreibt nach Sympathicusreizung Verengerung des Venenlumens in der Froschschwimmhaut, aber diese tritt erst auf, nachdem sich die Arterien verengt haben. Daraus kann unmittelbar geschlossen werden, daß die von Jegorow beobachtete Venenverengerung eine passive ist, weil nach der Arterienkontraktion weniger Blut in das Venensystem gelangte, sodaß die

nunmehr minder gespannten Venen kollabieren mußten; ich habe gelegentlich der Gefäßreizungen am Froschmesenterium und der Schwimmhaut bereits auf diese Momente hingewiesen, wie auch auf die Einwände, welche gegen die Angaben der folgenden Autoren erhoben werden können.

So hat MALL (102 u. 103) nach Splanchnicusreizung eine Entleerung der Vena portae gesehen. In beiden Mitteilungen heißt es sogar, daß nach der Reizung des Nerven sofort eine Verengerung der Pfortader sichtbar wird, die mit der weiteren Dauer der Reizung bis zum Verschwinden des Lumens fortschreitet. Einen schrofferen Gegensatz zu den Erfolgen meiner Pfortaderreizungen kann es kaum geben, da meine diesbezüglichen Versuche durchaus negativ verlaufen sind. MALL meint nun (102), daß während des normalen Durchströmens des Blutes die Nervenreizung keinen sicheren Erfolg äußern kann, wegen des Gegendruckes des Blutstromes, der durch die Nervenreizung verändert wird. Deshalb wird die Aorta unterhalb des Abganges der Arteria subclavia sinistra unterbunden. Dabei erhalten sich aber die großen Aeste und der Stamm der Vena portae auf einer mäßigen Blutfülle. Wenn also nach Aortenkompression unter der Subclavia Druckanstieg in der Carotis zufolge von Splanchnicusreizung hervorgerufen wird, so kann diese Drucksteigerung nach MALL nur auf die aus dem Portalsysteme durch das Herz in das Aortenwerk eingeführten Blutmassen zurückgeführt werden. Was zunächst das Auspressen des Blutes aus der Pfortader anbelangt, so kann daraus meiner Meinung nach noch nicht auf eine Kontraktion der Venenmuskulatur geschlossen werden, denn der Splanchnicus führt auch motorische Fasern für den Darm, sodaß bei einer Splanchnicusreizung der Darm sich kontrahiert und sein Blut auspreßt. Dadurch werden die Pfortaderwurzeln unter einen höheren Druck versetzt, der das Abströmen des Blutes nach dem Orte des geringsten Druckes, nach der Vena cava hin, bewirkt. Daß es sich in MALL's Versuchen um die Wirkung eines gewaltigen muskulösen Apparates handelt, der unmöglich in der Blutgefäßwand selbst gelegen sein kann, geht schon daraus hervor, daß nach Verschluß der Aorta und Vena cava inferior oberhalb des Zwerchfelles der Druck in der Vena cava inferior während der Splanchnicusreizung von 80 mm Hg auf 144 mm Hg gestiegen war. Ferner hebt MALL selbst hervor, daß bei normaler Cirkulation ein Erfolg der Splanchnicusreizung nicht zu konstatieren war. Aus Experimenten, wie die von MALL, lassen sich gar keine Schlüsse ziehen, wie sich unter normalen Verhältnissen die

Venenmuskulatur verhält, sie sagen auch nichts darüber aus, ob die von Mall beobachteten Veränderungen auf eine Kontraktion der Gefäßmuskulatur der Vena portae zurückgeführt werden dürfen. Koeppe (88) spricht gleichfalls den Muskeln der Venenwände eine große Bedeutung zu, ohne aber seine Meinung durch direkte Experimente zu belegen. Die gleiche Beobachtung wie Mall haben auch Bayliss und Starling (11) gemacht, als sie den Ursprung der Splanchnicusfasern, welche den Pfortaderdruck beeinflussen, bezüglich ihres Ursprunges aus dem Rückenmark zu bestimmen suchten. Gegen diese Versuche besteht aber außerdem noch der Einwand, daß bei der Reizung der Spinalnerven wahrscheinlich auch eine Reizung der durch die hinteren Wurzeln austretenden, von Steinach und Wiener (147) beschriebenen visceromotorischen Nerven des Darmes mit stattgefunden hat, sodaß der Druckanstieg durch die Kontraktion der Darmmuskulatur erklärt werden könnte.

Cavazzani und Manca (29) machen die Angabe, daß die Konstriktion der Pfortader durch Erstickung leicht nachzuweisen ist. Ebenso haben auch Bayliss und Starling (10) unter anderem den Druck in der Vena portae und Cava inferior untersucht. Die nach Rückenmarksdurchschneidung und folgender Erstickung bei Ausfall einer Aortendrucksteigerung beobachtete Drucksteigerung in der Vena portae wird von den Autoren selbst als „wahrscheinlich durch verstärkte Zwerchfellsbewegung bedingt“, angesehen. Meiner Meinung nach handelt es sich außerdem noch um die Wirkung der bei der Erstickung eintretenden kräftigen Darmkontraktionen, welche eine Steigerung des Venendruckes hervorrufen müssen, ein Umstand, der auch bei den Angaben von Cavazzani und Manca besonders in Erwägung gezogen werden muß. Im übrigen schließe ich mich bezüglich der Beurteilung der von Bayliss und Starling angestellten Versuche der von Knoll (86) vertretenen Auffassung an.

H. Beobachtungen über Arterien- und Venentonus.

Eine eigenartige Erscheinung ließ sich nach der Reizung der Arterien beobachten. Fast immer, wenigstens in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle, erwiesen sich die Arterien einige Zeit nach der Reizung deutlich weiter als vor Beginn derselben, trotzdem der Blutdruck unverändert geblieben war. Diese Durchmesserzunahmen schwanken nur innerhalb sehr enger Grenzen, sie sind ferner ihrem absoluten Werte nach sehr gering. Die relativen Zunahmen bewegen sich zwischen 3—8 Proz.; ausnahmsweise habe ich auch höhere Zunahmen gesehen, wie z. B. bei Tier XX, wo nach einer 5' lang dauern-

den Faradisierung der Arteria carotis diese Durchmesserzunahme 15 Proz. betrug. Diesen Vergrößerungen der Durchmesser möchte ich trotz ihrer geringen Werte eine Bedeutung zuerkennen, besonders mit Rücksicht darauf, daß sie an den Arterien fast immer zu finden sind, während sie an den Venen konstant fehlen. Im folgenden seien wieder einige Beispiele angeführt:

Tabelle X.

Tier No.	Gefäß	Durchmesser vor der Reizung mm	Durchmesser nach der Reizung mm	Zunahme in Proz. von der Ausgangsgröße
XI	Aorta thoracica descendens	6,78	7,12	5,01
XVII	Aorta abdominalis	5,32	5,48	3,01
XV	Arteria carotis	3,00	3,11	3,67
XX	Arteria femoralis	2,66	2,82	6,01
XXIII	Vena cava inferior	7,10	7,09	—0,14
XXII	Vena femoralis	4,00	4,00	0,00
XXXII	Vena jugularis externa	1,50	1,48	—1,33
XXXIII	Vena portae	13,00	13,00	0,00

An den Längen zeigten sich nach der Reizung keine in Betracht zu ziehenden Aenderungen; hier stimmen Arterien und Venen vollständig mit einander überein, wie die folgende Zusammenstellung über das Verhalten der Gefäßlängen vor und nach vollendeter elektrischer Reizung zeigt.

Tabelle XI.

Tier No.	Gefäß	Länge vor der Reizung mm	Länge nach der Reizung mm	Zunahme in Proz. vom Ausgangswert
XIV	Aorta thoracica descendens	90,70	90,33	—0,42
XVII	Aorta abdominalis	73,60	73,90	0,41
XV	Arteria carotis	38,60	37,75	—0,39
XX	Arteria femoralis	24,90	25,10	0,80
XXIV	Vena cava inferior	79,40	79,20	—0,25
XXII	Vena femoralis	39,90	39,50	—1,00
XXXII	Vena jugularis externa	29,08	29,00	—0,28
XXXIII	Vena portae	39,00	38,00	—2,56

Wenn wir die Ergebnisse meiner Beobachtungen über das Verhalten der Arterien- und Venendurchmesser vor und nach der Reizung mit einander vergleichen, so habe ich schon erwähnt, daß die bei den Arterien vorhandene Durchmesserzunahme nach der Reizung bei den Venen konstant fehlt. Diese Vergrößerung der Arteriendurchmesser erkläre ich mir als eine durch Tonusverminde-

rung der Gefäßmuskeln entstandene, welche nach der verhältnismäßig lange andauernden Reizung eintritt. Es scheint demnach der ermüdete oder wenigstens länger thätig gewesene Muskel eine Verkleinerung seiner Elastizität erfahren zu haben, indem er nunmehr von dem gleichen Binnendruck stärker gedehnt wird, als vor der Reizung. Ob sich bei längerer Thätigkeit eine Dehnbarkeitszunahme der Muskeln einstellt, welche unabhängig von der durch Ermüdung eintretenden Erschlaffung ist, läßt sich vorläufig nicht sagen. Das Fehlen der gleichen Veränderungen an den Venen kann uns nicht wunder nehmen. Da die Venenmuskulatur eine aktive Verengerung der Venen nicht herbeizuführen vermag, so wird auch eine Verminderung des Tonus der Venenmuskulatur für die Weite der Venen ziemlich belanglos sein. Auf Grund meiner Untersuchungen muß ich annehmen, daß die Weite und Länge der Venen, abgesehen vom Binnendruck, wesentlich durch die elastischen Fasern und Intensität der Längsspannung des Gefäßes bestimmt wird, gegen welche die Funktion der Muskelfasern gänzlich in den Hintergrund tritt. Da wir aber keinen ausreichenden Grund zu der Annahme haben, daß sich die Venenmuskulatur im lebenden Körper ganz ohne jede Spur irgend eines Kontraktionszustandes befinde, so müssen wir wohl annehmen, daß zwar an den Venen ein Tonus besteht, der aber praktisch gar nicht in Betracht kommt und vor allen Dingen nicht nachweisbar ist. Auch diese Anschauungen stehen mit vielen Angaben der Litteratur in scharfem Gegensatz, sie bestätigen aber auf einem anderen ganz unabhängigen Wege die Beobachtungen Knoll's (84—86), der keine Anhaltspunkte zur Annahme eines Venentonus und von Venomotoren finden konnte. Nach den Untersuchungen von Hill und Barnard (78) sollte den Bauchvenen ein nachweisbarer Tonus zukommen, aber Knoll (86) hat bereits dargethan, daß die Versuchsanordnung der genannten Autoren nicht eindeutig ist, eine Anschauung, der auch ich mich anschließen möchte. Klemensiewicz (83) meint, daß zwar die Möglichkeit einer Wirksamkeit von vasomotorischen Apparaten auf die Venenwand nicht geleugnet werden kann, doch sieht er von diesem Erklärungsversuch ab, da die Thatsachen, welche als Stütze dienen können, noch zu mangelhaft sind. Ohne auf die noch immer strittige Frage der Existenz der Lungenvasomotoren hier eingehen zu wollen, möchte ich nur erwähnen, daß auch Klemensiewicz an den Lungenvenen eine aktive Verengerung nicht für möglich hält. Dagegen erkennt er das Bestehen eines Venentonus in Uebereinstimmung mit Goltz (58—60), Riegel (109) und anderen an, ja

er schreibt ihm sogar eine sehr wichtige Rolle zu für das Verhalten des Venendruckes. Aenderungen im Tonus der venösen Gefäßwand können nach KLEMENSIEWICZ aber nicht bloß in der Peripherie, sondern auch im ganzen Verlauf der venösen Gefäßbahn auftreten. Einen direkten Beweis für diese Annahme konnte ich aber aus den Untersuchungen von KLEMENSIEWICZ nicht ableiten, denn die am Venensystem ablaufenden Wellen, welche von KLEMENSIEWICZ als TRAUBE-HERING'sche Wellen gedeutet worden sind, sind nach KNOLL (85) nicht auf Tonusschwankungen infolge vasomotorischer Einflüsse zurückzuführen, sondern sie sind mechanisch durch die Bewegung der Atemmuskeln bedingt. Ferner fehlen nach KNOLL an den Venen auch die durch den periodischen Wechsel im Lumen der Gefäße bedingten eigentlichen spontanen Blutdruckschwankungen, die S. MAYER'schen Wellen.

Die meisten Untersuchungen über den Nachweis der Venomotoren und des Venentonus gründen sich auf die Beobachtungen von Druckschwankungen, oder Messungen des Stromvolumens, oder Entleerung der Gefäße nach der Nervenreizung. Die vorliegenden Ausführungen haben aber gezeigt, mit welcher Fülle von Komplikationen bei derartigen Versuchen gerechnet werden muß. Gelegentlich anderer Untersuchungen (48) habe ich bereits darauf hingewiesen, wie schwierig, oft sogar unmöglich es ist, aus der Beobachtung der Stromintensität einen Schluß auf die Gefäßweite zu ziehen, so daß allen derartigen Untersuchungen eine gewisse Unsicherheit bezüglich ihrer Ergebnisse zukommen muß. Deshalb war wohl die direkte Gefäßreizung der geeignete Weg, um zu erfahren, ob den einzelnen Gefäßen intra vitam eine Kontraktilität zukommt oder nicht, weil die diesen Beobachtungen vorangestellte mechanische Analyse der Gefäßkontraktion eine Durchmesser- und Längenverkürzung nicht unbedingt als möglich voraussagen läßt. Wie wichtig diese direkten Gefäßreizungen sein können, haben am deutlichsten die negativen Versuchsergebnisse an den Venen gezeigt. Da die Venen, wie ich durch meine Versuche zu beweisen mich bemüht habe, sich aus mechanischen Gründen weder verengern noch verkürzen können, so läßt sich ein strikter Beweis für die Existenz eigener Venomotoren ebensowenig erbringen, wie für die Existenz eines Venentonus. Jedenfalls muß ich auf Grund meiner Versuche sagen, daß für den Fall, daß die Venen eigene Vasomotoren besitzen sollten, dieselben praktisch keine Bedeutung haben; das gleiche gilt vom Venentonus. Nachdem aber der Nachweis der Venomotoren und des Venentonus bisher noch nicht einwandsfrei geführt worden ist, so

haben wir meiner Meinung nach auch kein Recht, von deren Existenz zu sprechen, wir müssen diese Frage vielmehr ebenso offen lassen, wie die von der Existenz der Gehirnvasomotoren, worauf hinzuweisen ich an anderer Stelle (48) Gelegenheit genommen hatte.

J. Bemerkung über venöse Hyperämie und den Mechanismus der Luftembolie.

Auf Grund meiner an den Venen gewonnenen Versuchsresultate glaube ich berechtigt zu sein, darauf hinzuweisen, daß die von vielen Autoren anerkannte aktive venöse Hyperämie in Wirklichkeit nicht bestehen kann, denn sonst müßten wir den Venenwandungen eine aktive Kontraktilität zuschreiben, wofür sich aber keine Beweise erbringen lassen. Wir sind deshalb nur berechtigt, von einer passiven, kollateralen venösen Hyperämie zu sprechen.

Die früher geschilderten Widerstände für die Kontraktion der Venen, sowie das Fehlen einer aktiven Venenverengerung sind von größter Wichtigkeit für das Zustandekommen der Luftembolie, die ein weitgehendes praktisches Interesse hat. Die üblichen Anschauungen über den Eintritt von Luft in die Venen gehen dahin, daß in die angeschnittene oder durchschnittene Vene deshalb die Luft einströmt, weil nach dem Abfließen des Blutes gegen das Herz in dem Gefäß ein luftleerer oder wenigstens luftverdünnter Raum entstehen muß. Dabei wirkt die ansaugende Kraft des Thorax unterstützend. Diese Erklärung trifft aber nur die eine Seite der ganzen Frage, weil erst gewisse mechanische Bedingungen erfüllt sein müssen, damit die Luft in das leere Gefäß einströmen kann. Hierzu ist in erster Linie nötig, daß das Venenlumen offen steht. Die Annahme, daß der atmosphärische Luftdruck das Gefäßlumen öffnet, ist nicht zutreffend. Alle Experimentatoren, welche häufiger Venenkanülen eingelegt haben, werden gleich mir auch die Ueberzeugung gewonnen haben, daß die Möglichkeit des Lufteintrittes in die freigelegte Vene viel zu sehr überschätzt wird. Die Beobachtung lehrt vielmehr, daß die freigelegte angeschnittene oder auch durchschnittene Vene genau so kollabiert wie eine leere Arterie. Es werden die Gefäßwände durch den Luftdruck aufeinander gepreßt und damit hat die Möglichkeit des Lufteintrittes aufgehört. Anders liegen jedoch die Verhältnisse, wenn die Vene nicht aus ihrer Gewebsumgebung ausgeschält und dann durchschnitten wird. Unter diesen Verhältnissen kann das Lumen offen bleiben, wofür zweierlei Ursachen verantwortlich gemacht werden müssen. Infolge der geringen Längsspannung werden sich die Venen nach ihrer Durch-

schneidung weniger retrahieren, als die viel stärker längsgespannten Arterien. Als wesentlichstes Moment kommt aber in Betracht, daß bei den meisten Venen die Adventitia so zahlreiche Bindegewebszüge in das umliegende Gewebe sendet, daß das Gefäß offenstehen muß, weil es sich weder retrahieren noch von dem umgebenden Parenchym loslösen kann. Da nun zu all dem die Venenmuskulatur nicht imstande ist, das Lumen zu verschließen, so erklärt sich das Offenbleiben des Venenlumens, das eine conditio sine qua non für den Lufteintritt darstellt.

II. Die Totenstarre am Blutgefäßsystem.

A. Allgemeines und bisherige Litteratur.

Gelegentlich meiner Untersuchungen über die Längsspannung des Blutgefäßsystems (47 u. 49) hatte ich wiederholt die Beobachtung machen können, daß nach einer gewissen Zeit eine auffallende Verringerung der Dehnbarkeit der Gefäße auftrat, welche entweder durch Wasserstarre oder die Totenstarre der Gefäße bedingt sein mußte, weil andere Ursachen für eine Vergrößerung des Elasticitätsmoduls, wie z. B. Austrocknung der Gefäßwände, bei dem von mir geübten Dehnungsverfahren von vornherein ausgeschlossen waren. Dadurch, daß ich zur Dehnung die Durchströmung der Gefäße mit physiologischer Kochsalzlösung verwendete, konnte ich auch die Quellungsvorgänge in der Gefäßwand und die daraus entspringenden Veränderungen der Elasticität derselben ausschließen oder wenigstens auf ein Minimum herabdrücken. Ferner gelang es durch Vermeidung lang andauernder Durchströmungsversuche auch die Wasserstarre zu eliminieren, so daß für die unter diesen Bedingungen beobachteten Elasticitätsvergrößerungen nur noch postmortale Veränderungen der Gefäßwand selbst verantwortlich gemacht werden können. Nach den übereinstimmenden Angaben von Wertheim (181), Luck (101) u. a. verändert sich die Arterienelasticität durch die Fäulnis nicht wesentlich. Man könnte nun glauben, daß die Angaben von Wertheim und Luck gegen meine Beobachtung über das Auftreten postmortaler Elasticitätsveränderungen an den Gefäßen sprechen. Das ist aber durchaus nicht der Fall. Wertheim hat die Gefäße des Hundes unmittelbar nach dem Tode und dann erst 5 Tage nachher auf ihre Elasticität untersucht, wobei er zu dem bereits angegebenen Resultate gelangte. Luck giebt an, daß sich die Elasticität der Gefäße innerhalb der ersten 30 Stunden nach dem Tode nicht weiter ändere. Bei seinen Dehnungsversuchen

kommen aber die Gefäße frühestens 20—22 Stunden post mortem erst zur Untersuchung. Bei den Dehnungsversuchen an Katzenarterien hat Luck zwar sofort nach dem Tode die erste Untersuchung vorgenommen, während die zweite erst nach 23 Stunden und später erfolgte. Wertheim konnte natürlich keine Veränderungen in der Elasticität beobachten, welche sich innerhalb der ersten 24 Stunden nach dem Tode einstellen und nach 48 Stunden gewöhnlich schon verschwunden sind. Dagegen wäre zu erwarten gewesen, daß Luck bei seinen Messungen 23 und 47 Stunden nach dem Tode postmortale Elasticitätsänderungen der Arterien hätte finden können. Seine negativen Befunde werden jedoch verständlich, wenn man die Art, wie Luck seine Untersuchungen ausführte, einer kritischen Betrachtung unterzieht. Ich muß gleich hier erwähnen, daß die von mir beobachteten Elasticitätsveränderungen höhere Prozentwerte nicht erreichen und überdies je nach dem untersuchten Gefäße große Schwankungen zeigen. Unter solchen Umständen müssen alle Kautelen sorgfältigst erfüllt sein, welche eine Vergleichung der gemessenen Werte zulässig erscheinen lassen, was in Luck's Untersuchungen aber durchaus nicht der Fall gewesen ist. Bei derartigen Untersuchungen müssen alle Messungen in erster Linie an ein und demselben Gefäße angestellt werden. Es ist bei einer genauen Untersuchung der Elasticitätsveränderungen der Gefäße nicht einmal erlaubt, das korrespondierende Gefäß der anderen Körperhälfte zur zweiten Messung zu verwenden, weil z. B. zwischen den beiden Carotiden regelmäßig Unterschiede in der Wandstärke, sowie in der Ausbildung und Anordnung der einzelnen Strukturelemente der Wand gefunden werden. Luck geht aber noch viel weiter, denn er verwendet zur ersten Messung z. B. eine Carotis, zur zweiten eine Cruralis u. s. w. Dabei wird nicht einmal die Wandstärke der verglichenen Arterien mit in Rechnung gezogen, wodurch wenigstens eine annähernde Reduktion der gefundenen Werte auf die Einheit der Wandstärke möglich gewesen wäre. Aber selbst dieses Verfahren erschien mir noch nicht hinreichend, um einen genauen Einblick in die nach dem Tode vor sich gehenden Elasticitätsveränderungen zu gewinnen, denn es wäre nur unter der Voraussetzung zulässig, daß die verschiedenen Gefäße ein gleiches prozentisches Verhältnis von Muskel, elastischem und kollagenem Bindegewebe aufweisen würden und daß die Anordnung der einzelnen Gewebselemente in allen untersuchten Gefäßen genau die gleiche wäre. Diese Voraussetzung darf aber nicht einmal annäherungsweise gemacht werden. Uebrigens

finden sich auch in den von LUCK mitgeteilten Zahlen viele Anhaltspunkte dafür, daß sich die Elasticität der Gefäße nach dem Tode vergrößert hat. Aus den angeführten Gründen kann man jedoch den diesbezüglichen Zahlen LUCK's keine Beweiskraft zuerkennen, weshalb ich von einer eingehenderen Besprechung derselben Abstand nehmen kann.

Es fragt sich nun, welchen histologischen Bestandteilen der Gefäßwand die von mir beobachteten Elasticitätsveränderungen (siehe p. 65—67) zuzuschreiben sind. Der ganze zeitliche Verlauf dieser Veränderungen weist darauf hin, sie als Totenstarreerscheinungen der glatten Muskelfasern aufzufassen. Dafür spricht auch noch die Thatsache, daß nach den Untersuchungen von TRIEPEL (172) das elastische Gewebe nach dem Tode keine in Betracht zu ziehende Elasticitätsveränderungen aufweist. Wir müssen demnach die während der ersten 48 Stunden nach dem Tode zu beobachtenden Elasticitätsveränderungen der Gefäßwände als durch die Totenstarre der Muskulatur bedingte ansehen, wofür abgesehen vom zeitlichen Verlaufe noch eine ganze Reihe anderer Erscheinungen sprechen, die später noch erwähnt werden müssen.

HENLE (75) hat bereits hervorgehoben, daß bei den Gefäßmessungen die Totenstarre nicht außer Acht gelassen werden darf, wenn man zu untereinander vergleichbaren Werten von Gefäßen der Leichen kommen will. Ferner führt THOMA (158) an, daß bei den Gefäßmessungen an den kleinen Gefäßen die etwa vorhandene Totenstarre eine Fehlerquelle darstellen kann. KUSSMAUL (94) hat in seinen ausführlichen Untersuchungen über die Totenstarre auch die Verengerung der Arterien in den Kreis seiner Betrachtungen mit einbezogen. Ob die Verengerung der Arterien, welche bald nach dem Tode eintritt, bei Katzen und Ochsen schon 10—35 Minuten nach dem Tode auf Erstarrung beruht, wie E. KRAUSE (92) annimmt, bleibt nach KUSSMAUL unentschieden, „weil die muskulösen Elemente der Aorta sehr unvollkommener Natur sind. Das Kontraktilitätsvermögen dieser großen Gefäße ist (nach KUSSMAUL) höchst zweifelhaft und nichts desto weniger soll auch ihre Lichtung nach KRAUSE im Tode sich verengern, was mir (KUSSMAUL) die Starrenatur dieser Verengerung sehr zweifelhaft macht“. 20—24 Stunden nach dem Tode tritt dann die Erschlaffung mit Erweiterung ein. An der kleinen Carotis der Katze hat KRAUSE Differenzen von 1—2''' für den Durchmesser gesehen. Ich bin ebenfalls der Meinung, daß die von KRAUSE beobachteten Gefäßverengerungen nichts mit der Toten-

starre zu thun haben, wenngleich ich bezüglich der Kontraktilität der großen Gefäße auf Grund meiner Versuche zu anderen Anschauungen wie Kussmaul gelangt bin. Die Krause'schen Beobachtungen lassen sich aber ganz anders erklären, da von einem Eintritt der Totenstarre wenige Minuten nach dem Tode wenigstens unter normalen Verhältnissen nicht gut die Rede sein kann, obgleich namentlich am Herzen die Totenstarre außerordentlich frühzeitig eintritt, wie aus Strassmann's (148 u. 149) und meinen (50) Untersuchungen hervorgeht. Wahrscheinlich handelt es sich in Krause's Beobachtungen um den Einfluß der allmählichen Abkühlung der glatten Muskeln, wodurch diese eine energische Kontraktion ausführen, worauf ich schon weiter oben hingewiesen habe. Auch sonst finden sich in der Litteratur, namentlich in der gerichtlich-medizinischen von französischen Autoren, gelegentliche Bemerkungen über Totenstarreerscheinungen am Blutgefäßsystem, welche ich jedoch mit gutem Rechte übergehen darf, da sie einer jeden theoretischen sowie experimentellen Begründung entbehren.

Meines Wissens ist überhaupt bis jetzt noch niemals der Versuch gemacht worden, die Totenstarre am Gefäßsystem nachzuweisen, denn auch Henle und Thoma haben keine experimentellen Belege für ihre Annahme erbracht. Es war zu erwarten, daß das Studium der Totenstarre an den Gefäßen ähnliche Erscheinungen über das Verhalten der Muskeln zu Tage fördern würde, wie die elektrischen Reizversuche, so daß die Untersuchungen über die Totenstarre der Gefäße eine wertvolle Ergänzung für die Ergebnisse der Reizversuche bilden dürften. War schon die theoretische Analyse der mechanischen Bedingungen der Gefäßkontraktion geeignet, die Möglichkeit einer solchen durch den vitalen Kontraktionsakt der Gefäßmuskulatur als aprioristisch nicht sicher zu betrachten, so gilt das natürlich in noch viel höherem Grade von der Muskelverkürzung, welche während der Totenstarre eintritt, wenn sich die Gefäße in situ befinden und einer mehr oder minder großen Längsspannung unterworfen sind, obwohl ein Hauptfaktor, der dehnende Blutdruck, in Wegfall gekommen ist. Es ist eine bekannte Thatsache, daß der toten- und wärmestarre Muskel zwar eine große Verkürzung, aber eine sehr geringe Spannung aufweist. Es mußte darum fraglich erscheinen, ob die Gefäßmuskulatur während der Totenstarre die zur Ueberwindung der elastischen Widerstände nötige Spannung entwickeln kann, um aus der isometrischen in die isotonische Kontraktionsform überzugehen. Diese Frage vermag nur ein ad hoc angestelltes Experiment zu lösen.

Ferner mußte das Studium der Totenstarre an den Gefäßen auch deshalb unser Interesse auf sich lenken, weil genaue Untersuchungen über die Totenstarre der glatten Muskeln noch gänzlich fehlen. Gerade in der neuesten Zeit ist sogar von VELICHI (175) die Meinung vertreten worden, die glatten Muskeln unterlägen überhaupt nicht der Totenstarre. Eine solche Annahme könnte auch auf den ersten Anblick nicht von der Hand gewiesen werden, zumal HAMMARSTEN (71) angegeben hat, daß die glatten Muskeln kein Myosin enthalten und man die Totenstarre im allgemeinen mit der Myosingerinnung in Zusammenhang gebracht hat, ferner hat auch E. DU BOIS-REYMOND (25 u. 26) gezeigt, daß der glatte Muskel beim Absterben keine Säuerung erfährt. Weiters konnte SCHULTZ (143) im Gegensatz zu BERNSTEIN (19) auch während der Kontraktion des glatten Muskels keine Säuerung finden, ebensowenig fand SCHULTZ am glatten Muskel eine ausgesprochene Wärmestarre. Ob derselbe der Totenstarre anheimfällt, hat SCHULTZ nicht untersucht, wenigstens äußert er sich nicht darüber. Dagegen haben KÜHNE (95) als auch HEIDENHAIN (73) und HELLWIG (74) gezeigt, daß auch der glatte Muskel in Totenstarre übergehen kann und dabei sauer wird. Diese mannigfachen Widersprüche in der bisherigen Litteratur sind für mich bestimmend gewesen, neue Untersuchungen über die Totenstarre der glatten Muskeln anzustellen, über die ich in einer gesonderten Publikation berichten werde. Für jetzt begnüge ich mich nur mit der Mitteilung meiner Beobachtungen an den Blutgefäßen.

B. Eigene Versuche.

Was den von mir bisher geübten Nachweis der Totenstarre an den Gefäßen anbelangt, so bediente ich mich bisher des bereits früher (49) beschriebenen Dehnungs- und Messungsverfahrens. Es liegt auf der Hand, daß dieses Verfahren gerade für die Untersuchung der Totenstarre seine großen Uebelstände hat, sodaß ich mich einstweilen bloß darüber unterrichten konnte, ob die Totenstarre am Gefäßsysteme überhaupt nachweisbar ist oder nicht. Selbst dieser sozusagen qualitative Nachweis war zufolge der gehandhabten Methode mit einigen Schwierigkeiten verknüpft. Indem ich die Gefäße unter Druck durchströme, bestimme ich in erster Linie die Elasticitätsvergrößerung, welche die Gefäßwand einer Dehnung entgegensetzt, oder mit anderen Worten, es wird die Spannungszunahme der totenstarren Muskulatur durch die Elasticitäts-

vergrößerung gemessen. Da aber die Spannungszunahme bei der Totenstarre keine sehr große ist, so kann natürlich auch sehr leicht, selbst bei Anwendung mittlerer dehnender Drucke, die Spannungszunahme des totenstarren Muskels überwunden werden und wir erhalten dann Werte für Durchmesser und Längen, wie sie bei der gleichen Druckwirkung am frischen, nicht totenstarren Gefäße gemessen werden. Unter solchen Umständen kann das Vorhandensein einer elastischen Nachwirkung einige Aufschlüsse über ein eventuelles Bestehen der Totenstarre gewähren, indem die vor und nach der Dehnung bei Nulldruck gemessenen Werte nicht mehr mit einander übereinstimmen. Es zeigen dann die nach der Dehnung gemessenen Werte für die Durchmesser und eventuell auch für die Längen regelmäßig eine Vergrößerung gegenüber den zuvor konstatierten Größen. Eine weitere Schwierigkeit liegt darin, daß die Messungen immer einige Zeit, 5—7 Minuten, erfordern, während welcher der Druck konstant auf das ganze Gefäßsystem einwirkt. Es können unter diesen Verhältnissen die Gefäßwände allmählich dem Drucke nachgeben. Außerdem muß auch noch der Umstand berücksichtigt werden, daß abgesehen von der rein mechanischen Wirkung des Druckes, die verhältnismäßig dünne Gefäßwand von der durchfließenden Kochsalzlösung förmlich ausgewaschen wird, wodurch diejenigen Stoffwechselprodukte, welche die Verkürzung des totenstarren Muskels bedingen, wieder aus der Gefäßwand entfernt werden. Ich habe gelegentlich anderer Untersuchungen (51) ausführlich auf diesen Uebelstand bei Durchströmungsversuchen hingewiesen. Da wir uns nach dem gegenwärtigen Stande der Lehre von der Totenstarre vorstellen, daß während des Absterbens der Muskelfaser eine Substanz entsteht, sei es nun Fleischmilchsäure oder eine andere Säure oder sonst ein Stoff, der die Gerinnung des Muskelinhaltes (Myosin, eventuell Muskulin bei den glatten Muskeln) hervorruft, so kann natürlich durch die Beseitigung des die Gerinnung bewirkenden Körpers eine solche verhindert bezw. eine bereits bestehende Gerinnung wieder zum Schwinden gebracht werden. Ob nun dieser Faktor, oder die langandauernde Dehnung wesentlicher ist, wenn man während der Messungen ein Schwinden der Totenstarre findet, wie ich oft beobachten konnte, wage ich nicht zu entscheiden.

Als Beispiel für das Verhalten des Arteriensystemes während der Totenstarre führe ich einen Dehnungsversuch an den in situ belassenen Gefäßen von Tier No. XX an.

Tabelle XII.

Durchmesser.

Gefäß	Druck mm Hg	Durchmesser sofort nach dem Tode mm	Durchmesser während der Totenstarre mm	Differenz von der Ausgangsgröße in Proz.
Aorta thoracica descendens	0	8,40	7,82	— 6,90
	120	12,55	11 50	— 8,37
Aorta abdominalis	0	6,50	6,25	— 5,23
	120	7,45	7,20	— 3,36
Arteria carotis communis	0	2,67	2,34	—12,37
	120	3,50	3,75	+ 7,14
Arteria femoralis	0	2,33	2,20	— 5,58
	120	3,35	3,75	+10,18

Tabelle XIII.

Längen.

Gefäß	Druck mm Hg	Länge sofort nach dem Tode mm	Länge während der Totenstarre mm	Differenz von der Ausgangsgröße in Proz.
Aorta thoracica descendens	0	113,67	111,00	—2,35
	120	121,00	120,50	—0,42
Aorta abdominalis	0	66,50	67,00	+0,75
	120	67,00	66,50	—0,75
Arteria carotis communis	0	40,00	38,60	—3,50
	120	40,50	40,00	—1,25
Arteria femoralis	0	25,00	25,00	0,00
	120	25,00	25,00	0,00

Zwischen der ersten Messung, die unmittelbar nach dem Tode vorgenommen wurde, und der zweiten waren 18 Stunden verstrichen, an der *Skelettmuskulatur war eine starke Totenstarre* ausgeprägt. Die Gefäßmuskulatur zeigt gleichfalls deutliche Totenstarre, denn die *Gefäßdurchmesser* bei Nulldruck sind bei der zweiten Messung sämtlich *kleiner* als bei der ersten. Dagegen zeigen nur die *Längen der Aorta thoracica und Arteria carotis* eine einigermaßen zu berücksichtigende Verkürzung bei der zweiten Messung bei Nulldruck. Diese Beobachtung entspricht ganz meinen früheren Angaben über die *Längsspannung* der Gefäße, denn die stark längsgespannte Aorta abdominalis und Arteria femoralis ist einer Längenänderung nicht fähig, so lange sie sich in situ befindet. Bei dem Druck von 120 mm Hg, der dem während des Lebens in der Carotis gemessenen mittleren Blutdruck entspricht, zeigten

während der Totenstarre zwar die beiden Aortenabschnitte eine Verringerung der Durchmesser, dagegen war bei der Arteria carotis und cruralis, welche erst nach Beendigung der Messungen an den beiden Aortenabschnitten gemessen wurden, bereits eine beträchtliche Durchmesserzunahme zu dieser Zeit zu konstatieren. Diese Durchmesserzunahme führe ich auf die Ueberdehnung der an den beiden Gefäßen stark entwickelten Muskulatur zurück. Die Längen zeigen bei dem Drucke von 120 mm Hg vor und nach der Totenstarre keine wesentlichen Unterschiede.

Als Beispiele für die durch die Totenstarre bewirkten elastischen Nachwirkungen seien aus meiner großen Versuchsreihe die nachstehenden Fälle angeführt, wobei die mittlere Reihe den maximalen zur Dehnung verwendeten Druck angiebt, 170 mm Hg, nach dessen Abklingen bei Nulldruck die vermerkten bleibenden Nachwirkungen beobachtet wurden.

Tabelle XIV.

Durchmesser.

Tier No.	Gefäß, Arteria	Durchmesser bei θ Druck vor der Dehnung mm	Durchmesser beim maximalen Drucke mm	Durchmesser bei θ Druck nach der Dehnung mm	Zuwachs in Proz. von der Ausgangsgröße
IX	Aorta thoracica descendens	8,40	10,20	9,10	8,33
XV	Aorta abdominalis	4,50	6,48	4,70	4,44
XV	Carotis communis	2,26	3,40	2,30	1,77
XV	Femoralis	1,70	2,67	2,40	41,18

Tabelle XV.

Längen.

Tier No.	Gefäß, Arteria	Länge bei θ Druck vor der Dehnung mm	Länge bei maximalem Drucke mm	Länge bei θ Druck nach der Dehnung mm	Zuwachs in Proz. von der Ausgangsgröße
IX	Aorta thoracica descendens	79,00	89,00	81,00	3,80
XV	Aorta abdominalis	72,50	72,83	73,00	0,69
XV	Carotis communis	32,20	32,00	32,00	—0,62
XV	Femoralis	29,80	32,00	29,50	—1,01

Die Ergebnisse dieser Versuche bestätigen zugleich auch für den glatten Muskel die am quergestreiften Muskel altbekannte Erfahrung, daß ein totenstarrer Muskel nach seiner gewaltsamen

Verlängerung nicht mehr auf seine vor der Dehnung bestandene Länge zurückkehrt, daß an ihm die elastische Nachwirkung viel stärker als während des Lebens ausgeprägt ist.

An den Venen konnte ich weder bei Nulldruck noch bei einem der sonst verwendeten Drucke irgend einen bemerkenswerten Unterschied finden, wenn ich die Durchmesser und Längenwerte miteinander verglich, welche von mir bei einem Dehnungsversuch sofort nach dem Tode und einem solchen während der Zeit der Totenstarre der Skelettmuskeln gemessen wurden. Als Beispiele hierfür gebe ich die Werte für die Durchmesser und die Längen einiger Venen, welche bei den Dehnungsversuchen an Tier XXIV und XXXII gewonnen wurden. Ich habe hier nur noch zu bemerken, daß die Venen aus dem Körper herauspräpariert worden waren.

Tabelle XVI.

Durchmesser.

Gefäß	Druck mm $MgSO_4$	Durchmesser sofort nach dem Tode mm	Durchmesser während der Totenstarre mm	Differenz in Proz. von der Ausgangsgröße
Vena jugularis externa	0	4,50	4,47	—0,67
	75	4,91	4,92	+0,20
Vena femoralis	0	4,30	4,32	+0,49
	75	4,50	4,55	+1,10
Vena cava inferior	0	3,98	4,00	+0,50
	75	4,10	4,10	0,00
Vena hypogastrica	0	2,86	2,90	+1,40
	75	3,26	3,20	—1,84

Tabelle XVII.

Längen.

Gefäß	Druck mm $MgSO_4$	Länge sofort nach dem Tode mm	Länge während der Totenstarre mm	Differenz in Proz. von der Ausgangsgröße
Vena jugularis externa	0	24,00	23,84	0,67
	75	24,67	24,70	0,12
Vena femoralis	0	15,20	15,22	0,13
	75	18,00	18,08	0,44
Vena cava inferior	0	39,20	42,00	7,14
	75	51,50	51,00	0,98
Vena hypogastrica	0	14,00	14,00	0,00
	75	17,40	18,00	3,45

Ich muß hervorheben, daß sich an den Venen oft sehr große Unregelmäßigkeiten bei den Dehnungsversuchen ergaben, welche einer sicheren Deutung nicht zugänglich sind. Ich glaube dieselben besonders auf die Durchströmungsmethode zurückführen zu müssen, weshalb diese nicht geeignet erscheint, eine genauere Kenntnis des Ablaufes der Totenstarre an den Gefäßen, namentlich aber an den Venen, zu vermitteln. Waren die Venen in situ belassen, dann ergaben sich keine Unterschiede bei den Dehnungsversuchen vor und während der Totenstarre. Da ich aber wissen wollte, ob die Venenmuskulatur überhaupt merkliche Zeichen der Totenstarre erkennen läßt, so mußte ich bei der Kleinheit der zu erwartenden Elasticitätsveränderungen alle mechanischen Hindernisse für die Venenverengerung und Verkürzung auf ein Minimum reduzieren, also sie vor allen Dingen von ihrer Längsspannung befreien. Die Versuche an den entspannten Venen zeigten aber, wie gesagt, eine sehr große Unregelmäßigkeit bezüglich ihrer Ergebnisse. Bei der Zartheit ihrer Wandungen sind natürlich die Venen allen Fehlern der Durchströmungversuche, namentlich wenn sie länger dauern, vielmehr ausgesetzt als die Arterien.

Weiter erschien es mir wünschenswert, den zeitlichen Verlauf der Totenstarre am Gefäßsystem näher zu untersuchen. Die diesbezüglich angestellten Versuche scheiterten sämtlich an den schon erwähnten Uebelständen der Dehnungsversuche. Denn um auch nur zu einem ungefähren Ueberblick des zeitlichen Ablaufes der Totenstarre am Gefäßsystem zu gelangen, habe ich alle 2 Stunden einen Dehnungsversuch angestellt. Diese wiederholten Dehnungen und Auslaugungen der Gefäßwand ließen aber irgendwelche vielleicht vorhandenen Elasticitätsveränderungen nicht mit Sicherheit erkennen. Aus diesen Gründen mußte ich natürlich einen anderen Weg zur Untersuchung der aufgeworfenen Frage einschlagen, dem die erwähnten Fehler nicht anhaften. Als solcher erwies sich mir die graphische Verzeichnung der während der Totenstarre auftretenden Verkürzung der Gefäßdurchmesser und Längen brauchbar. Ich werde deshalb über diese Frage nach Abschluß meiner vergleichenden Untersuchungsreihe über die Totenstarre des glatten, quergestreiften und Herzmuskels später berichten. Immerhin glaube ich bereits heute sagen zu können, daß die Totenstarre an den Arterien nachweisbar ist, während an den in situ befindlichen Venen ihr Nachweis nicht gelungen ist und daß diese Resultate die Ergebnisse der Reizversuche gewisser-

maßen ergänzen und zugleich auch die Thatsache von neuem bestätigen, daß der Venenmuskulatur ein aktiver in Betracht zu ziehender Einfluß auf die Weite und Länge der in situ befindlichen Venen nicht zukommt.

III. Versuch einer Hypothese über die mechanischen Differenzierungsursachen der Gefäßwandelemente.

A. Allgemeines.

Seitdem Roux (130) in seiner ersten Arbeit nachweisen konnte, daß die Verzweigungen der Blutgefäße den hydrodynamisch wirksamen Kräften folgen, mußte es nur eine notwendige Weiterentwickelung dieses Theorems sein, den ganzen Aufbau der Gefäßwand als durch die mechanisch wirksamen Kräfte bedingt anzusehen. Dieser Weg wurde auch von Roux (131) bereits in seinem Werke „Der Kampf der Teile im Organismus" eingeschlagen, wo Roux schon in großen Zügen den allgemeinen Gang und die Weiterentwickelung der ganzen Frage skizziert. Roux weist darauf hin, daß die Anordnung der glatten Muskeln in den cylindrischen Hohlorganen, wie Darm, Harnleiter, Blutgefäße in zwei Hauptrichtungen, der Längs- und Querrichtung nach, den Richtungen der leistungsfähigsten Funktion entspricht. Damit der Blutstrahl durch die in ihm enthaltenen mechanischen Kräfte die von Roux geschilderten Anordnungen und tektonischen Wirkungen an den Verzweigungsstellen der Gefäße hervorzubringen vermag, muß die Gefäßwand die Eigenschaft haben, bloß der kräftigsten Blutspannung Widerstand zu leisten, dagegen den feinsten Flüßigkeitsstößen durch Anprall nachzugeben. Andererseits hat aber auch die Blutgefäßwandung an den Stellen, wo es für den Organismus notwendig ist, die Fähigkeit selbst dem stärksten Flüssigkeitsstoße zu widerstehen. Da diese Eigenschaften durch Einzelnvariation und Auslese nicht entstanden und gezüchtet sein konnten, so weisen auch diese Gestaltungen wieder auf das Vorhandensein von Qualitäten im Organismus hin, welche auf die Einwirkung funktioneller Reize das Zweckmäßige in höchster denkbarer Vollkommenheit direkt hervorzubringen, direkt auszugestalten vermögen.

Gerade an dieser Stelle möge es gestattet sein eine kleine Bemerkung einzuschieben über die Zulässigkeit der Bezeichnung „zweckmäßig" für die Erfolge der funktionellen Selbstgestaltung. Derjenige, welcher Roux's Schriften sorgfältig studiert hat, kann über die Auffassung Roux's vom Zweckmäßigkeitsbegriff in der

Entwickelung des Körpers auch nicht den leisesten Zweifel daran hegen, daß dieser Zweckmäßigkeitsbegriff nicht das Mindeste mit der durchaus unberechtigten und unwissenschaftlichen Teleologie gemein hat. Gleich zu Anfang des Werkes über den Kampf der Teile wird auf die Lehren des Empedocles verwiesen, der zum erstenmale die Möglichkeit der Entstehung zweckmäßiger Einrichtungen auf rein mechanische Weise, auf dem Wege der Ausmerzung aller sich in der Wechselwirkung der Kräfte nicht dauerfähigen erweisenden Kombinationen gefunden hat. „Die Zweckmäßigkeit war keine gewollte, sondern eine gewordene, keine teleologische, sondern eine naturhistorische, auf mechanische Weise entstandene; denn nicht das einem vorgefaßten Zwecke entsprechende, sondern das, was die notwendigen Eigenschaften zum Bestehen unter den gegebenen Verhältnissen hatte, blieb übrig. Allein in diesem Sinne reden wir im folgenden von Zweckmäßigkeit."

Trotz dieser ganz deutlichen Erklärung scheint in der heutigen biologischen Litteratur mehr denn je wieder die Teleologie zu spuken und die verschiedenen Autoren machen geradezu Roux dafür verantwortlich, indem sie sich dabei auf den angeblich von Roux vertretenen modernen entwickelungsmechanischen Standpunkt stellen. Da ist nur anzunehmen, daß sie die Arbeiten Roux's nicht aufmerksam genug gelesen haben, denn sonst wäre eine solche Berufung auf die Entwickelungsmechanik nicht möglich. Dennoch scheint es notwendig auch den Zweckmäßigkeitsbegriff als mechanisch bedingten ganz fallen zu lassen, weil dadurch leicht Mißverständnisse entstehen und der Teleologie immer wieder ein Hinterpförtchen geöffnet wird. Der Zweckmäßigkeitsbegriff ist nichts Objektives, sondern etwas rein Subjektives und alle derartigen anthropomorphistischen Bezeichnungen sollen in der Biologie nach Möglichkeit vermieden werden, wie bereits von mehreren Autoren, Verworn (176), E. H. Hering (76), Beer, Bethe, v. Uexküll (13), betont wurde. Wir dürfen nicht fragen, welchen Zweck erfüllt diese oder jene Struktur, sondern wir müssen vielmehr untersuchen, welche Bedingungen haben eine bestimmte Struktur hervorzubringen vermocht, darum möchte ich vorschlagen auch nicht im Sinne der modernen Entwickelungsmechanik von Zweckmäßigkeit zu sprechen, wie es Roux thut, sondern ganz allgemein nur von mechanisch oder noch besser funktionell entstandenen Strukturen oder funktioneller Anpassung zu sprechen, welche Bezeichnungen gleichfalls von Roux herrühren.

Kehren wir nach dieser Abschweifung wieder zur funktionellen

Gestalt der Blutgefäße zurück. Wenn wir irgendwo von mechanisch wirksamen, oder gestaltenden Kräften sprechen können, so muß es in erster Linie beim Blutgefäßsystem der Fall sein; denn hier sind die formbestimmenden Faktoren eigentlich vom Anbeginn der embryonalen Anlage wirksam. Schon im Embryo muß das Blutgefäßsystem seine volle Funktion zeigen, die Unterschiede gegenüber dem Verhalten nach der Geburt oder während der Wachsthumsperiode, oder beim Erwachsenen sind mit geringen Ausnahmen keine principiellen. Umso eher muß es darum möglich erscheinen gerade am Blutgefäßsystem den gestaltenden Einfluß der Funktion zu ermitteln, weil hier die Vererbung der ganzen Anlage keine wesentliche Rolle zu spielen braucht. Damit soll natürlich nicht im Entferntesten die Vererbung der durch funktionelle Anpassung erworbenen Eigenschaften bestritten werden. Aber dennoch muß gerade bei den so frühzeitig funktionierenden Organen darauf Rücksicht genommen werden, daß wir nie angeben können, wie viel von der vorhandenen Struktur ererbt und wie viel durch funktionelle Anpassung erworben ist, 'weil wir, wie Roux weiter hinzufügt die embryonale funktionelle Anpassungsgröße und Geschwindigkeit nicht kennen, und weil wir fernerhin auch noch nicht imstande sind primär ererbte von den sekundär ererbten Bildungen zu unterscheiden. Aber ganz abgesehen von der Vererbungsmöglichkeit funktionell erworbener Anpassungen mußten doch auch diese vererbten Strukturen erst einmal erworben werden, sonst hätten sie ja nicht vererbt werden können, wenn wir nicht zu einer planmäßig schöpfenden und erschaffenden Allmacht unsere Zuflucht nehmen wollen. Aus diesen Gründen darf die Frage der Vererbbarkeit erworbener Eigenschaften in allen jenen Untersuchungen, welche sich mit dem Studium der differenzierenden Kräfte beschäftigen, keinen zu breiten Raum einnehmen, weil sie diese Studien nicht nur nicht zu fördern, sondern sogar zu hemmen vermag. Sobald wir eine Struktur einzig und allein als vererbte hinstellen, sagen wir nur, daß uns eine Kenntnis der gestaltenden Faktoren fehlt. Darum werde ich in den nachfolgenden Auseinandersetzungen mich bemühen die Vererbung so wenig als möglich zur Erklärung der vorhandenen Strukturen heranzuziehen, selbst auf die Gefahr hin, die gestaltende Kraft irgend eines mechanischen Momentes überschätzt zu haben. Dieser Fehler scheint mir hier weniger schwer in die Wagschale zu fallen. Daß natürlich nicht alle Strukturen einfach als funktionell bedingt angesehen werden können, hat Roux besonders betont, denn

die Vererbung und embryonale Variation können nicht geleugnet werden.

Wollen wir eine bestehende Struktur als funktionell entstandene ansehen, dann ist es in erster Linie notwendig sich über sämtliche qualitativen und quantitativen Eigenschaften der einwirkenden Reize klar zu werden. Gelingt diese Analyse, dann kann auch eine vollkommene Ableitung der Struktur aus der Funktion nicht fehlschlagen. Wir wissen durch Roux's Ausführungen, daß wenn überhaupt Reizanpassung stattfindet, an verschiedene Reize auch verschiedene Anpassungen stattfinden müssen. Es muß sich daraus eine immer weitergehende Differenzierung an immer feiner unterschiedene Reizqualitäten entwickeln. Daß man aber bei einer qualitativen Untersuchung der Reize nicht stehen bleiben kann, liegt auf der Hand; es ist dies gleichfalls von Roux bereits betont worden und ich glaube durch meine Analyse am Gefäßsystem einen weiteren Beleg für den differenzierenden Einfluß der Reizintensitäten, beziehungsweise der Periodicität eines Reizes erbringen zu können, wobei diese Faktoren nicht nur auf die quantitative Ausbildung eines Gewebes von Einfluß erscheinen, sondern auch qualitativ differenzierende Eigenschaften zu entfalten geeignet erscheinen.

Auch hier müssen wir mit Roux schließen, daß jede Gewebsart ihre besondere Entstehungsursache gehabt haben muß. Dabei kommt natürlich noch die Frage in Betracht, ob diese Gewebsarten auch heute noch solche besondere Entstehungsursachen haben müssen, oder ob gegenwärtig alle Qualitäten einfach durch Vererbung direkt übertragen werden. Ich glaube diese Doppelfrage verliert ihren nur scheinbaren Gegensatz bei näherer Betrachtung sehr rasch. Wenn wir auch eine Vererbung der Qualitäten annehmen wollen, so müssen wir zum mindesten annehmen, daß diese nur in Form einer latenten Energie vorhanden sein können, man könnte sie mit der potentiellen Energie vergleichen. Es bedarf dann erst eines bestimmt wirksamen Agens um diese Qualitäten zur Entwickelung gelangen zu lassen, damit die wirkliche Differenzierung vor sich geht. Wollte man annehmen, daß ein jeder beliebige Reiz die Weiterentwickelung und bestimmte Differenzierung einer Gewebsart auszulösen vermag, dann wären viele Erscheinungen mangelhafter Differenzierung embryonalen Gewebes ganz unverständlich, weil wir von jedem Gewebs- und Körperteile getrost behaupten dürfen, daß er niemals von Reizeinflüssen ganz verschont wird. Auch die physiologische Lehre vom adäquaten Reiz, sowie die Lehre von der Aktivitätshypertrophie und Inaktivitätsatrophie weisen

darauf hin, daß zur Entwickelung einer bestimmten Differenzierung ein bestimmter Reiz notwendig ist. Damit ist der Gegensatz der obigen Frage wohl überbrückt. Daß bei der Differenzierung der verschiedenen Bindesubstanzen, wo ein Gewebe aus dem anderen sich allmählich entwickelt eine Mitwirkung der Vererbung nicht notwendig erscheint, dafür sprechen deutlich die von Roux herangezogenen Beispiele der Vorgänge bei der Frakturheilung und die Entstehung der Reit- und Exerzierknochen, sowie viele andere Beobachtungen.

Roux nimmt weiter an, daß zur Erhaltung der glatten Muskeln nicht bloß der funktionelle Reiz, sondern auch die Funktion selber, die aktive Ueberwindung eines Widerstandes unter Verkürzung nötig ist. Da die glatten Muskeln keine bestimmten Ansatz- und Ursprungspunkte haben, so sind theoretisch alle beliebigen Verlaufsrichtungen möglich. In Wirklichkeit trifft aber dieser Fall nicht zu; weil die Muskeln immer bloß in den Richtungen der stärksten Leistungsfähigkeit angeordnet sind, so spricht sich darin die Reduktion auf die kräftigste Komponente aus.

Daß zur Erhaltung der glatten Muskeln die aktive Ueberwindung eines Widerstandes unter Verkürzung nötig ist, scheint mir nicht unerläßlich zu sein. Denn einmal ist die rein isometrische Kontraktion des Muskels, die ja ohne jede Längenänderung vor sich geht, eine der isotonischen genau gleichwertige Funktion. Ja wir haben sogar Gründe anzunehmen, daß bei der Isometrie ein größerer Stoffumsatz stattfindet als bei der Isotonie, wie aus den Untersuchungen von Heidenhain (72) und vieler anderer Autoren hervorgeht. Wir müssen demgemäß sagen, daß nur überhaupt der funktionelle Reiz genügt, wobei es ganz gleichgiltig ist, ob der Effekt des Reizes in einer Zusammenziehung (Isotonie) oder Spannungserhöhung (Isometrie) besteht. Dem gegenüber könnte man einwenden, daß die Verhältnisse vom quergestreiften Muskel nicht ohne weiteres auf den glatten Muskel übertragen werden dürfen. Wie vor allem die Untersuchungen Fick's (45) am Schließmuskel von Anodonta gelehrt haben, zeigt auch der glatte Muskel deutlich den Kontraktionsvermehrenden Einfluß der Spannung. Um die Parallele mit den Hohlmuskeln noch zu vervollständigen, muß weiter angeführt werden, daß eine Zunahme der Wandspannung nicht nur erregbarkeitssteigernd wirkt, sondern sie ist direkt ein auslösender Reiz, wie aus den Versuchen an der ganglienfreien Herzspitze des Frosches und am Herzen von Helix pomatia (Ludwig und Luchsinger [100]), am Bulbus Aortae (Engelmann [41]), am Schneckenherzen (Bieder-

mann [20]) und ganz besonders am Kaninchenureter (Luchsinger [99]) hervorgeht. Bedenken wir nun noch, daß wie Biedermann (22) und andere Autoren gezeigt haben, der Tonus der glatten Muskeln vom Nervensystem unabhängig ist, dann trifft jede Dehnung einen schon thätigen Muskel, dessen Thätigkeitszustand dadurch wesentlich verändert wird.

Organe, welche nur selten zur Kontraktion gelangen, wie z. B. der Uterus des Menschen, zeigen nach Roux eine weniger vollkommene durchgeführte funktionelle Anordnung ihrer Elemente, während bei Kaninchen, Mäusen und Ratten, die ihre Gebärmutter häufiger zur Kontraktion bringen, die Anordnung der Muskelfasern mehr den Regeln der funktionellen Selbstgestaltung entspricht. So konnte auch Sobotta (146) ganz typische Anordnungen und Ausbildungen der Längs- und Ringmuskelschicht bei den verschiedenen Tierarten konstatieren, welche in klarster Weise Beziehung zu der physiologischen Verschiedenheit des Geburtsaktes zu haben scheinen. Ohne auf die große gynäkologische Litteratur der Muskelanordnung des Uterus eingehen zu wollen, möchte ich nur bemerken, daß sich beim menschlichen Uterus die Muskulatur zur Zeit der Schwangerschaft erst in regelmäßigerer Weise ordnet und eine mehr funktionelle Anordnung aufweist. Dabei kommen doch sicherlich in erster Linie die Reizungen infolge der Dehnung in Frage, ohne daß man während der Schwangerschaft von einer Verkürzung durch Zusammenziehung eigentlich sprechen kann. Daß der schwangere Uterus während der ganzen Dauer der Schwangerschaft seinen Spannungszustand periodisch ändert, kann als sicher angenommen werden, denn er fühlt sich je nach seinem Spannungszustand bald härter oder weicher an. Diese Spannungsänderungen sind aber nichts anderes als isometrische oder wenigstens hauptsächlich isometrische Kontraktionen. Daraus scheint wiederum hervorzugehen, daß zur Wirksamkeit eines Muskelreizes für die Ausbildung einer funktionellen Struktur eine thatsächliche Verkürzung des Muskels nicht unbedingt notwendig ist, daß schon die periodische Spannungsänderung allein ausreicht, wofür besonders auch die Anordnung der Venenmuskulatur spricht, die wohl passive Längenänderungen erleidet, aber aktiv höchstens eine isometrische Zuckung ausführen kann.

In den späteren Untersuchungen über die funktionelle Gefäßstruktur handelt es sich immer mehr um die Ausbildung der Gefäßwand als Ganzes, namentlich wurde dabei die Stärke der Gefäßwand in ihrer Abhängigkeit von den hydrodynamisch wirksamen Kräften untersucht, wobei einige allgemein giltigen Gesetze entwickelt werden

konnten, während die Untersuchung der Ursachen für die specielle Ausbildung der einzelnen Gewebsbestandteile der Gefäßwand als eine der experimentellen Erforschung wenig zugängliche Frage gewöhnlich ganz beiseite gelassen wurde. Am ehesten war noch die Entwickelung der Gefäßmuskulatur und ihre specielle Anordnung Gegenstand entwickelungsmechanischer Analyse, wie die Untersuchungen von BARDELEBEN (5—8) lehren. Einen großen Fortschritt und eine Vertiefung des ganzen Problems mußte es bedeuten als THOMA in seinen und seiner Schüler Arbeiten (101, 108, 135, 160—168) die Ursachen der Bindegewebsbildung in der Gefäßintima zu erforschen sich bemühte. Wenn ich auch nicht in der Lage bin, mit THOMA bezüglich der für die Bindegewebsentwickelung wirksamen Ursachen übereinzustimmen, wie die genaueren Ausführungen eines späteren Abschnittes dieser Arbeit lehren werden, so müssen doch die THOMA'schen Arbeiten einmal schon wegen der genauen histologischen Aufarbeitung des Materiales unser vollstes Interesse auf sich lenken. Erst in letzter Zeit ist auf diesem Gebiete wieder ein weiterer Schritt vorwärts durch die Untersuchungen TRIEPEL's (171 und 173) geschehen, indem dieser Forscher sich bemühte die Anordnung des elastischen Gewebes der Gehirngefäße vom Standpunkte der funktionellen Anpassung aus zu erklären. Niemals ist aber bei all diesen Untersuchungen der Frage näher getreten worden, warum unter den gegebenen Umständen sich nur **eine** bestimmte Gewebsart besonders stark entwickelt hat und nicht die andere, so z. B. warum sich unter den von TRIEPEL studierten mechanischen Bedingungen gerade das elastische Gewebe der Arterienwand so kräftig ausbildet und nicht auch in gleichem Maße die Muskulatur.

Diese Frage diskutiert TRIEPEL (173) folgendermaßen: die Entstehung einer bestimmten Gewebsart an Orten mit besonderer Beanspruchung muß mit der Frage in Zusammenhang stehen, ob ein größerer oder geringerer Widerstand gegen die Beanspruchung zweckmäßig ist und ob nach einer Formänderung die ursprüngliche Form zweckmäßiger Weise schnell oder langsam wiederhergestellt wird. Wir erkennen wohl die Zweckmäßigkeit der Ausbildung der einzelnen Gewebsarten, aber wir vermissen das Kausalitätsverhältnis zwischen den bei der Entstehung wirksamen Kräften und dem entstandenen Gewebe. Es muß neben der Beanspruchung bei der Bildung funktioneller Strukturen noch ein weiterer Faktor mit im Spiele sein. Man wird sich etwa vorstellen müssen, daß immer nur ein Gewebe gebildet werden kann, das den Beanspruchungen einen so großen

oder so geringen Widerstand entgegensetzt, also durch die Spannung in seiner Form so viel geändert wird, wie es für den Fortbestand des beanspruchten Organes nötig ist.

Nebenbei möchte ich auch anläßlich dieses Citates wieder darauf hinweisen, wie leicht durch den Gebrauch des Ausdruckes „Zweckmäßigkeit" der Anschein rein teleologischer Auffassung eines Problems erweckt werden kann. Ich glaube mich nicht zu irren, wenn ich bestimmt annehme, daß Triepel nichts weniger als teleologischen Anschauungen zuneigt und den Ausdruck Zweckmäßigkeit ganz in dem von Roux gebrauchten Sinne verstanden wissen will. Aber daraus ergiebt sich doch nur wieder der beste Beweis für die Richtigkeit meiner Forderung, diesen zweideutigen Ausdruck ganz und gar beiseite zu lassen.

Dennoch glaube ich, daß bei einer genauen Abwägung aller mechanisch wirksamen Momente auch das von Triepel vermißte Kausalitätsverhältnis zwischen wirksamen funktionellen Reizen und specifischer Gewebsdifferenzierung sich auffinden lassen muß. Ueberall da, wo wir verschiedene Gewebe in einem Organe antreffen, das unbedingt den Stempel funktioneller Anpassung trägt, müssen verschiedene funktionelle Reize zur Ausbildung der vorhandenen Struktur thätig gewesen sein. Es erwächst uns dann nur die Aufgabe, die vorhandene Summe funktioneller Reize in ihre einzelnen Komponenten zu zerlegen und zu untersuchen, welche differenzierende Kraft jeder Komponente zukommt. Dieser Weg erscheint mir nicht ganz aussichtslos, wenn man bedenkt, daß die einzelne Komponente an anderen Stellen des Körpers allein oder in einer anderen Kombination wirksam ist, wie es gewöhnlich der Fall zu sein pflegt. Finden wir dann an mehreren Orten eine gemeinsame Komponente und auch eine gleichartige Gewebsbildung, dann scheint es auch naheliegend, die gleichartige Gewebsbildung als durch die gleiche Komponente bedingt anzusehen. Daß ein solcher Analogieschluß nur einen bedingten Wert haben kann, ist mir selbst nicht im geringsten zweifelhaft; deshalb können auch die auf diesem Wege gefundenen Resultate immer nur hypothetische sein, denen aber nicht jede Existenzberechtigung aberkannt werden darf, solange nicht direkt ihre Unrichtigkeit bewiesen werden kann.

B. Die Differenzierungsfaktoren für die Gefässmuskulatur.

Zunächst möchte ich den Versuch machen, für die zwei Hauptbestandteile der Gefäßwand, nämlich den glatten Muskel und das Bindegewebe, elastisches und kollagenes, ganz im allgemeinen

nach den besonderen Differenzierungsfaktoren zu suchen. Wir werden nach dieser Richtung hin am ehesten einen Erfolg erwarten dürfen, wenn wir uns an die Funktionen der fertigen Gewebe halten und die besonderen Eigentümlichkeiten eines jeden uns vor Augen führen. Das hervorstechendste Kennzeichen der Muskelaktion ist die aktive Zusammenziehung und Wiedererschlaffung, also eine zweiphasische Funktion. Da auch beim Tetanus eine Diskontinuität des Erregungsvorganges sicher nachgewiesen ist, so ist es erlaubt, die Muskelthätigkeit ganz allgemein als eine periodische, rhythmisch intermittierende anzusehen.

Da wir für die Entstehung eines specifischen Gewebes auch einen specifisch funktionellen Reiz annehmen müssen, so werden wir die differenzierenden Anstöße zur Muskelbildung auch in erster Linie in einem periodischen, rhythmischen Reiz zu suchen haben. Einen solchen stellt unzweifelhaft die pulsatorische Spannungszunahme dar, die von den Arterien bis zu den Kapillaren abläuft. Die pulsatorische Dehnung der Gefäßwand wirkt aber nicht bloß nach einer Richtung hin, sondern sie wirkt sowohl tangential als auch axial, in der letzten Richtung mit der halben Intensität ihrer tangentialen Komponente. Damit würde sich jedenfalls die eine Anordnung der Muskulatur im Arterienrohr erklären lassen, nämlich das regelmäßige Ueberwiegen der cirkulären Muskelfasern über die Masse der longitudinalen. Für die Kapillarstruktur würde eine solche Hypothese auch zulässig erscheinen, weil die Pulswelle unter normalen Cirkulationsverhältnissen bereits in den Vorkapillaren durch Interferenz erlischt oder auf eine wenigstens für unsere Beobachtungsmethoden nicht meßbare Größe herabsinkt. Daß auch in den Kapillaren kein vollkommen stationäres Strömen stattfindet, darüber giebt die mikroskopische Beobachtung der Cirkulation im Froschmesenterium den sichersten Aufschluß. Alle Autoren sind darüber einig, daß eine deutliche pulsatorische Schwankung in der Blutbewegung des Kapillarblutes häufig beobachtet werden kann. Immerhin sind aber diese mikroskopisch sichtbaren Schwankungen in der Stromgeschwindigkeit und Kapillarfüllung so gering, daß man unter normalen Verhältnissen von keinem Kapillarpuls sprechen kann. Allgemein wird in der Histologie gelehrt, daß den Kapillaren eine eigene Muskelschicht vollkommen fehle. Dennoch scheint nicht allen Kapillaren eine Muskulatur gänzlich zu fehlen, da von S. Mayer (106) in den Kapillaren der Membrana hyaloidea des Frosches eigenartige Zellen beschrieben worden sind, die man in Uebereinstimmung mit den herrschenden Ansichten als Muskelzellen zu deuten berechtigt ist. „Hält man diese Deutung für zu-

lässig, dann kommt man zu der Ansicht, daß in der ganzen Haut in sämtlichen Blutgefäßen bis herunter zu den allerfeinsten Kapillaren ein System kontraktiler Elemente vorhanden ist.“ Ich möchte noch hervorheben, daß, wie aus der Stellung der Kerne hervorgeht, diese kontraktilen Elemente quer zur Längsachse des Gefäßes verlaufen, was mit der mechanischen Beanspruchung durch die pulsatorische Druckschwankung in den Kapillaren gut übereinzustimmen scheint. Gerade die sehr schwache Ausbildung der Muskeln in der Kapillarwand scheint eine Stütze dafür abgeben zu können, daß die pulsatorischen Schwankungen des Blutstromes die Differenzierung der Gefäßwandmuskeln bedingen. Die Anordnung dieser feinsten Muskelzellen in den Kapillaren der Membrana hyaloidea weist aber auch darauf hin, daß für die Differenzierung eines bestimmtes Gewebes neben einer bestimmten Qualität des Reizes auch eine bestimmte Intensität desselben erforderlich ist. Die geringe pulsatorische Beanspruchung der Kapillarwand in tangentialer Richtung reicht gerade noch hin, um als funktioneller Reiz wirksam zu werden, während die geringere axiale Beanspruchung bereits unter der Reizschwelle liegt. Dafür spricht auch das ganze Verhalten der Längsmuskeln, welche von den großen zu den kleinen Arterien hin abnehmen, so daß die kleineren Arterien eine wohlausgebildete Ringmuskelschicht, aber keine Längsmuskeln besitzen. So würde sich auch hier wiederum das allgemeine Gesetz vom Einfluß der Reizintensität bestätigt finden, auch der formative Reiz muß einen Schwellenwert übersteigen, um wirksam zu werden.

Wenn meine Annahme von der differenzierenden Kraft der pulsatorischen Druckschwankungen richtig ist, dann könnte eine genaue histologische Untersuchung der Kapillarwände von an Aorteninsufficienz verstorbenen Individuen, bei denen während des Lebens lange Zeit hindurch ein ausgeprägter Kapillarpuls bestanden hat, einen guten Prüfstein für die Zulässigkeit meiner Hypothese bilden. Allerdings muß ich sagen, daß ein negatives Ergebnis einer solchen Untersuchung nicht unbedingt gegen die von mir geäußerte Annahme sprechen würde, weil die Plasticität, beziehungsweise Reizempfänglichkeit des embryonalen Gewebes eine größere sein dürfte als die der Gewebe des Erwachsenen, worauf viele Beobachtungen hinweisen. Würde aber die Untersuchung positiv ausfallen, dann ist eine, wie mir scheint, sehr wesentliche Stütze für die Zulässigkeit meiner Hypothese erbracht.

Aus den bisherigen Betrachtungen über die an den Arterien und Kapillaren vorhandenen Verhältnisse könnte man wohl eine

Uebereinstimmung der Beobachtungsthatsachen mit der vorgetragenen Differenzierungshypothese erschließen. Wie will aber diese den histologischen Befunden von glatter Muskulatur am Venensystem gerecht werden, wo man von keinem Pulse im Sinne des Arterienpulses sprechen kann? Die Schwierigkeiten, welche sich einer Uebertragung der geäußerten Hypothese auf die Venen entgegenzustellen scheinen, schwinden sofort, wenn man die Blutcirkulation in den Venen genauer untersucht, denn auch dann kommen wir zu dem Ergebnisse, daß die Blutfüllung der Venen keine gleichmäßige ist, sondern eine wechselnde. Ebenso wie in den Arterien handelt es sich auch in den Venen um ein rhythmisch intermittierendes Strömen des Blutes, welches zu einer in regelmäßigen Perioden wechselnden mechanischen Beanspruchung der Venenwand in tangentialer und axialer Richtung führt. Für den differenzierenden Erfolg dieses funktionellen Reizes kann und muß es gleichgiltig sein, ob die intermittierende Strömung durch eine aktive pulsatorische Welle veranlaßt worden ist, die auf die Kontraktion des Herzens zurückzuführen ist, oder ob es sich um intermittierendes Strömen infolge wechselnder Aspiration des Herzens und des Thorax handelt. Es befindet sich weder das Arterien- noch das Venensystem in seiner elastischen Gleichgewichtslage, die pulsatorisch in das Arteriensystem geworfene Blutmenge erhöht durch Drucksteigerung die Wandspannung und wirkt dadurch als funktioneller Reiz. Bei den Venen findet mit der Ansaugung des Thorax, beziehungsweise des Herzens eine Druckverminderung statt, die ihrerseits zu einer Aufhebung oder wenigstens Verminderung der Wandspannung führt. Will man nun nicht annehmen, daß eine Entspannung eines Muskels einen Reiz abgeben könnte, — wozu meiner Meinung nach kein Grund vorliegt, weil viele Versuche mit sogenanntem Regimwechsel darauf hinweisen, daß die Entspannung eines zuvor gespannten Muskels einen Reiz darstellt —, so wird wenigstens darüber kein Zweifel sein können, daß die Erhöhung der Spannung auf das vor der Aspiration bestehende Maß zum mindesten ein Reiz sein muß, da schon früher darauf hingewiesen wurde, daß die Erhöhung der Spannung einen Muskelreiz darstellt.

Die Ausbildung einer charakteristisch angeordneten Venenmuskulatur weist besonders darauf hin, daß für die Differenzierung der Muskulatur der Binnendruck allein nicht hinreichen kann, daß ein anderes Moment im Spiele sein muß, die Periodicität des Reizes. Sonst müßte die Venenmuskulatur von den kleinen zu den großen Venen entsprechend der Druckabnahme auch ab-

nehmen. Das ist aber nicht der Fall, sondern die größeren Venen enthalten mehr Muskeln in ihren Wandungen als die kleinen. Die periodischen Spannungsänderungen sind übereinstimmend mit dem Verhalten der Muskulatur in den großen Venen stärker als in den kleinen peripheren, wie die Untersuchungen über den Venenpuls von Knoll (84), Gottwalt (62), Quincke (121), Riegel (127 u. 128) und anderen Forschern ergeben haben.

Im Vorausgehenden ist vor allem gezeigt worden, daß auch im Venensystem ein qualitativ gleichwertiger funktioneller Reiz vorhanden ist wie im Arteriensystem, er unterscheidet sich aber sehr wesentlich in quantitativer Beziehung von dem in den Arterien vorhandenen. Entsprechend der geringeren Intensität des Reizes in den Venen müssen auch die durch diesen Reiz entstandenen Differenzierungsprodukte an Menge zurückstehen. Das ist auch thatsächlich der Fall, denn die relativ geringe Ausbildung der Venenmuskulatur ist eines der wesentlichsten histologischen Charakteristika der Venenwand. Noch ein Unterschied fällt beim Vergleich der Venen- und Arterienmuskulatur sofort ins Auge. Während bei den Arterien das Massenverhältnis von Ring- und Längsmuskulatur entsprechend der stärkeren tangentialen Beanspruchung der Gefäßwand durch die pulsatorischen Blutdruckschwankungen ein bedeutendes Ueberwiegen der Ringmuskeln durchweg zeigt, scheint dieses Verhältnis bei den Venen durchaus nicht konstant zu sein. Dieses Verhalten erklärt sich ohne weiteres daraus, daß die Venen durch ihre mächtig entwickelte Adventitia viel inniger mit den umgebenden Geweben mechanisch verbunden sind, und deshalb allen Bewegungen dieser Gewebe folgen müssen, oder wenigstens dadurch wechselnden Spannungen ausgesetzt sind, die sowohl bezüglich der Intensitätsverhältnisse als auch in Bezug auf die Richtung der Kraft nicht immer mit jenen durch den Binnendruck bedingten zusammenfallen. Diese Ueberlegung lehrt zugleich, warum bei den Venen überhaupt die Anordnung der Muskulatur eine viel wechselndere ist als bei den Arterien. Damit habe ich eine ganz allgemeine Begründung über die Muskelentstehung durch die differenzierende Kraft der rhythmisch periodischen Reize, welche die Gefäßwand treffen, zu geben versucht. Es ist aber unbedingt notwendig, diese Hypothese noch eingehender an Spezialfällen zu prüfen und zu begründen, was dem nächsten Kapitel dieser Ausführungen vorbehalten bleiben soll. Dabei werde ich auch Gelegenheit nehmen, auf die hierher gehörigen Angaben anderer Autoren einzugehen und sie mit den meinigen zu vergleichen.

C. Das Verhalten der glatten Muskeln anderer Organe zum funktionellen Reiz.

Zuvor möchte ich noch zwei naheliegende Fragen zu beantworten versuchen. Erstens lassen sich entsprechend der soeben entwickelten Hypothese über die Differenzierung der glatten Muskulatur der Gefäße auch an anderen glattmuskeligen Organen periodisch wirksame funktionelle Reize ausfindig machen, sodaß diese zunächst für die Gefäßmuskulatur aufgestellte Hypothese mit einiger Berechtigung verallgemeinert werden darf? Einige Thatsachen scheinen wohl in diesem Sinne zu sprechen, so das Auftreten von glatten Muskeln in den Trabekeln der Milz, die während des Verdauungsaktes eine Schwellung erfährt. Diese Schwellung und die damit verbundene Spannung des Trabekularsystemes der Milz ist sicher eine periodische, womit also in Uebereinstimmung mit der aufgestellten Hypothese glatte Muskeln sich bilden könnten. Ebenso könnte die glatte Muskulatur der Alveolengänge der Lunge und der Bronchien auf die respiratorischen Schwankungen in der mechanischen Beanspruchung dieser Gebilde zurückzuführen sein. Das Fehlen der Muskulatur in den Alveolen selbst spricht geradezu für diese Deutung. Die respiratorischen Druckschwankungen sind verhältnismäßig kleine. Bei der ungeheuer großen Anzahl der Alveolen wird der auf einen Alveolus entfallende Bruchteil der Druckzunahme bei der Inspiration ein sehr geringer sein, es sind also die periodisch wechselnden Dehnungen und mechanischen Beanspruchungen sehr gering, was schon daraus hervorgeht, daß bei einem gewöhnlichen Atemzug nur 500—600 ccm Luft gewechselt werden. Dabei findet ein direkter mechanischer Wechsel der Luft nur in den Bronchien und Bronchiolen statt, die die größte Veränderung ihrer Wandspannung erfahren, während die gegen die Alveolen immer geringer werdenden Spannungsdifferenzen sich viel langsamer ausgleichen. Demzufolge sind die Alveolen keinem wesentlichen Wechsel in der mechanischen Beanspruchung ausgesetzt. Selbst die aus dem Körper herausgeschnittene Lunge behält noch einen ganz beträchtlichen Füllungszustand der Alveolen. Intra vitam kann sich die Lunge wegen des negativen Druckes im Thorax nicht im Entferntesten soweit zusammenziehen wie die Leichenlunge nach Eröffnung des Thorax, was wiederum darauf hinweist, daß intra vitam die mechanische Beanspruchung der Alveolenwände keine sehr wechselnde sein kann.

Für die glatte Muskulatur der übrigen Hohlorgane, Verdauungstraktus und Urogenitalsystem, kann man auch eine periodische Funktion, beziehungsweise rhythmisch wechselnde Beanspruchung der Wand annehmen. Ein gleiches gilt auch für die glatte Muskulatur der Drüsen.

Während beim Blutgefäßsystem vom Anbeginne seiner Anlage an schon eine mechanische Beanspruchung stattfindet, kann ein gleiches für die übrigen Organe wenigstens nicht in diesem Umfange behauptet werden. So können wir von einer mechanischen Beanspruchung der Lungen eigentlich erst nach der Geburt sprechen. Es fragt sich deshalb, wie verhält sich die Entwickelung der glatten Muskulatur der Lungen während der verschiedenen Perioden des Embryonallebens, wo keine mechanische Beanspruchung stattfindet und wie in der postembryonalen Zeit, wo die mechanische Beanspruchung vorhanden ist? Genaue Untersuchungen nach dieser Richtung hin wären sehr erwünscht, sie erscheinen auch geeignet uns über den Umfang der Vererbung funktioneller Strukturen wichtige Aufschlüsse zu bieten. So günstige Verhältnisse wie die Lunge bietet kaum ein zweites Organ dar, denn hier kann man den Zeitpunkt der mechanischen Beanspruchung ziemlich genau feststellen. Aehnlich liegen die Verhältnisse am Uterus; immerhin sind hier die Bedingungen für die mechanische Beanspruchung nicht so einfach zu analysierende wie bei der Lunge. Daß man bei der Entwickelung der Uterusmuskulatur ohne Annahme einer vererbten Struktur nicht gut auskommen kann, geht aus den bereits erwähnten Untersuchungen Sobotta's (146) hervor, der z. B. bei menschlichen Embryonen gegen Mitte des fünften Monates bereits eine Ringmuskulatur nachweisen konnte. Aber es ist gewiß kein Zufall, daß auch beim Uterus zuerst die Ringmuskulatur auftritt, denn ein solches Verhalten weist ganz auf funktionelle Ursachen hin.

Wie weit bei der Anordnung der Darmmuskulatur Vererbungseinflüsse mitspielen, ist schon sehr schwer abzuschätzen, da auch der embryonale Darm bereits motorische Funktionen hat, wie die Ansammlung und Ausstoßung von Meconium zeigt. Von den Drüsen darf man wohl mit Sicherheit auch schon während des Embryonallebens eine funktionelle Beanspruchung annehmen.

D. Die Differenzierungsfaktoren für das elastische und kollagene Bindegewebe der Gefässe.

Nachdem im Voranstehenden der Versuch gemacht worden ist, die Differenzierung der Gefäßmuskeln einer engumschriebenen eigen-

artigen mechanischen Beanspruchung zuzuschreiben und auf die Analogien hingewiesen wurde, welche sich bei der Differenzierung der glatten Muskeln anderer Organe auffinden lassen, möchte ich nunmehr die besonderen mechanischen Differenzierungsfaktoren für das kollagene Bindegewebe, insbesondere aber für das elastische Gewebe untersuchen. Während es beim Muskel möglich war, eine charakteristische Funktion in der aktiven Kontraktion aufzufinden, können wir eine solche für das fibrilläre und elastische Bindegewebe nicht annehmen; ist doch nach TRIEPEL (172 und 174) die übliche Bezeichnung „elastisches Bindegewebe“ durchaus ungerechtfertigt. Dasselbe ist weder durch die Größe noch durch die Vollkommenheit seiner Elasticität vor einigen anderen Geweben besonders ausgezeichnet, was eigentlich nach der üblichen Bezeichnung zu erwarten wäre. Wenn ich den von TRIEPEL aus dem Französischen übernommenen Terminus „gelbes Bindegewebe“ nicht gebrauche, so geschieht dies nur deshalb, weil diese Bezeichnung sich noch nicht allgemeine Anerkennung verschafft hat und dann auch gerade vielen Physiologen nicht geläufig oder ganz unbekannt sein dürfte. Ueber eine spezifische Funktion des elastischen Gewebes im Organismus läßt sich trotz der sorgfältigen physikalischen Analyse seiner Eigenschaften vorläufig noch nichts Bestimmtes sagen; unter diesen Verhältnissen bleibt nun nichts anderes übrig, als seine topographische Ausbreitung im Körper zu studieren, wenn wir über die mechanischen Bedingungen für seine Entstehung einige Anhaltspunkte gewinnen wollen.

Um die mechanische Beanspruchung der Gefäßwand voll zu würdigen, müssen wir den Einzelheiten in der Veränderung der dehnenden Kraft, d. h. des Blutdruckes nachgehen. Wir wissen, daß die Physiologie einen Mittelwert des Blutdruckes annimmt, den sogenannten mittleren Blutdruck, um den die pulsatorischen Schwankungen stattfinden. Dieser Mitteldruck selbst ist zwar in seiner absoluten Größe nicht konstant, auch wechselt er in größeren zum Teil rhythmischen, zum Teil arhythmischen Intervallen. Für die Analyse der mechanischen Beanspruchung der Gefäßwand erscheint es mir nicht zweckmäßig, von dem eigentlichen mittleren Blutdrucke auszugehen, sondern es empfiehlt sich, einen anderen Druck zum Ausgangspunkte zu wählen, nämlich den Fußpunkt der pulsatorischen Druckschwankungen, den man als ein relatives Minimum des Binnendruckes ansehen kann. Auf dieses Minimum superponieren sich dann die pulsatorischen Schwankungen. Mit derselben Berechtigung,

mit der man von einem mittleren Blutdrucke spricht, kann man den Druck von der Nulllinie bis zum Fußpunkte der pulsatorischen Druckschwankungen als den minimalen Blutdruck bezeichnen. Dieser minimale Blutdruck kann nun keine andere mechanische Beanspruchung der Gefäßwand bedingen, als eine Durchströmung des Gefäßrohres unter einem stationären Druck von gleicher Höhe, d. h. er hält das Gefäßrohr immer in einem gewissen gleichmäßigen Spannungszustande. Diese Spannung wechselt normaler Weise nur in engen Grenzen, außerdem vollziehen sich diese Schwankungen nur allmählich. Solche mehr konstante Spannungen erscheinen mir nun geeignet zu sein, eine Differenzierung des elastischen und kollagenen Bindegewebes hervorzurufen. Entsprechend der dauernden gleichmäßigen Dehnung wird durch funktionelle Anpassung hier ein Gewebe differenziert werden müssen, das der elastischen Nachwirkung wenig zugänglich ist, ferner wird sich entsprechend dem Verhältnis zwischen dem Druckwerte des Blutdruckminimums und dem der pulsatorischen Druckschwankung hier ein Gewebe von größerer Elasticität, d. h. von größerem Elasticitätsmodul entwickeln müssen. Die Höhe des minimalen Blutdruckes ist ein Vielfaches derjenigen, die durch die pulsatorischen Druckschwankungen hervorgebracht werden. Wenn auch eine bestimmte Verhältniszahl hierfür aus naheliegenden Gründen nicht angegeben werden kann, so zeigt sich doch ein ähnliches Verhalten bei den Elasticitätmodulen für glatte Muskulatur und elastisches Bindegewebe. Nach Triepel (174) wäre der abgerundete Modul Ez für glatte Muskeln 0,002—0,001, für elastisches Bindegewebe 0,02 bis 0,01 und kollagenes Bindegewebe 25,0—100,0. In Uebereinstimmung mit den oben angeführten Anschauungen steht auch das Verhalten der elastischen Nachwirkung bei dem elastischen Bindegewebe, wo sie nach Triepel (172) eine relativ kleine und rasch ablaufende ist, während sie beim glatten Muskel sehr groß und sehr langsam ablaufend ist.

Für das Gefäßsystem habe ich bereits früher (49) auf Grund meiner eigenen Experimente den Nachweis führen können, daß seine Elasticität unter normalen Verhältnissen eine sehr vollkommene genannt werden muß. Dagegen lassen sich unter speziellen Versuchsbedingungen, wie z. B. während der Totenstarre und Wasserstarre dennoch elastische Nachwirkungen erkennen, wie bereits in meinen früheren Arbeiten (47 und 49) sowie in einem vorhergehenden Kapitel dieser Arbeit ausgeführt wurde und die ich auf das Verhalten der Gefäßmuskulatur zurückgeführt habe.

Wenn wir zunächst die topographische und quantitative Anordnung der elastischen Elemente nur in ganz allgemeinen Umrissen skizzieren, dann müssen wir sagen, daß das elastische Gewebe in den großen Arterien vorherrscht und an Masse in den mittleren Gefäßen gegenüber der Muskulatur sehr zurücktritt und sich in den kleinen Gefäßen bis auf die Membrana elastica interna reduziert. Es tritt erst wieder in den Venen auf, doch erreicht es hier niemals auch nur annähernd jene Stärke der Ausbildung wie in den Arterien. Auf diese Verteilung der elastischen Elemente haben vor allem Kölliker (87), Eberth (37) und viele andere hingewiesen, sie war sogar für Ranvier (124) der Grund, die Arterien in zwei Typen, den elastischen und muskulären, zu scheiden.

Es könnte auf den ersten Blick den Anschein gewinnen, daß die geschilderten mechanischen Verhältnisse nicht ausreichen, die bestehenden Verhältnisse zu erklären. Vor allem muß es als ein Widerspruch gegen die geäußerte Hypothese erscheinen, daß das elastische Gewebe in den Kapillaren fehlt, in denen ein weitaus höherer Druck herrscht als in den Venen, wo es wiedererscheint. Ferner entspricht die rasche Abnahme des elastischen Gewebes von den größeren zu den mittleren Gefäßen durchaus nicht einer auch nur annähernd proportionalen Abnahme des minimalen Blutdruckes, der, wie bereits erwähnt, von der Aorta bis zu den mittleren Gefäßen verhältnismäßig wenig abnimmt und seine hauptsächlichste Senkung erst in den Vorkapillaren und Kapillaren erfährt.

Trotzdem glaube ich, daß die dauernd gleichmäßige Beanspruchung der Gefäßwand auf Zug für die Differenzierung des elastischen Gewebes in Frage kommt. Wenn auch dem minimalen Blutdruck eine differenzierende Kraft nach dieser Richtung hin nicht aberkannt werden darf, so glaube ich doch einem anderen Faktor von gleicher mechanischer Wirksamkeit einen viel größeren, ja sogar den hauptsächlichsten Anteil an der Differenzierung des elastischen Gewebes zuschreiben zu müssen, nämlich der von mir früher (47 u. 49) experimentell genauer studierten Längsspannung, welche sich durch die Wachstumsdifferenzen zwischen Gefäß und Unterlage bildet. Diese giebt uns den Schlüssel zur Beseitigung aller oben erwähnten Widersprüche, indem sie da eintritt, wo uns die mechanische Beanspruchung der Gefäßwand durch den minimalen Blutdruck kein Verständnis für die Differenzierung des elastischen Gewebes zu vermitteln vermag. Im allgemeinen kann gesagt werden, daß die Intensität der Längsspannung an den großen Gefäßen größer ist als an den kleinen, daß die kleinsten nur jene Längsspannung besitzen, welche ihnen

der Blutstrom erteilt. Diese letztere ist aber gegenüber der durch Wachstumsdifferenzen hervorgebrachten eine sehr geringe. Ich habe in meinen früheren Untersuchungen bereits darauf hingewiesen, daß der Astursprungswinkel einen unmittelbaren Schluß auf die Längsspannung zuläßt, indem die spitzwinkeligen Astursprünge, welche einen kleineren Ursprungswinkel aufweisen, als wie er den freiausspringenden Flüssigkeitsstrahlen nach Roux (130 u. 131) zukommt, unbedingt durch die Längsspannung entstanden sein müssen. Ich konnte auch das allgemeine Gesetz ableiten, daß die Längsspannung der einzelnen Gefäßzweige um so größer ist, je kleiner der Winkel zwischen Stammachse und Radialachse, d. h. der Ursprungswinkel nach Roux (130) ist. Wenn wir die Gefäßverzweigungen bezüglich ihres Ursprungswinkels untersuchen, dann kann man im großen und ganzen die Beobachtung machen, daß der Ursprungswinkel bei den Verzweigungen höheren Grades sich immer mehr und mehr dem hydrodynamisch bedingten Ursprungswinkel nähert, insofern nicht lokale Wachstumsverschiebungen hier modifizierend eingreifen. Aus dem Verhalten der Ursprungswinkel folgt aber wiederum, daß die Längsspannung von den großen nach den kleinen Gefäßen zu abnimmt und in den kleinsten Gefäßen überhaupt nicht wesentlich vorhanden sein kann. Auf das spezielle Verhalten der einzelnen Gefäße gehe ich hier nicht ein. Es wäre aber unrichtig, anzunehmen, daß die Längsspannung *gleichmäßig* von Teilung zu Teilung abnimmt. Während sie in den primären Aortenästen noch sehr groß sein kann, kann die nächste Verzweigung schon eine sehr wesentliche Verminderung derselben aufweisen. *Die Längsspannung sinkt viel schneller, als die Ordnungsziffer der Verzweigungen ansteigt.*

Daraus erklärt sich auch, warum die Reduktion der Muskelmasse mit jener der elastischen Elemente auf dem Wege von den großen zu den kleinsten Gefäßen nicht gleichen Schritt halten kann. Es muß aus diesen Gründen in den kleineren Gefäßen ein *relatives Ueberwiegen der Muskulatur* über das elastische Bindegewebe entstehen, denn die Abnahme der pulsatorischen Blutdruckschwankungen stellt keine so steil abfallende Kurve dar, wie die Kurve für die Abnahme der Längsspannung.

Damit ist aber noch immer nicht das *Fehlen jeglicher elastischer Elemente in den Kapillaren* hinreichend erklärt. Wenn auch an den Kapillaren von einer nennenswerten Längsspannung nicht die Rede sein kann und damit ein Hauptfaktor für die Differenzierung des elastischen Gewebes in Wegfall gekommen ist, so wird ihre Wand darum doch nicht von jeder Beanspruchung

auf konstanten Druck und Zug befreit, weil sie vom Blute unter einem Drucke von 30—40 mm Hg durchströmt werden. Das ganze Problem erscheint in einem anderen Lichte, wenn wir uns fragen, ob unter gewöhnlichen normalen Cirkulationsverhältnissen überhaupt eine nennenswerte mechanische Beanspruchung der Kapillarwand stattfindet? So ungeheuerlich eine solche Frage und so selbstverständlich eine bejahende Antwort auf den ersten Blick erscheinen könnte, wird man dennoch bei genauer Ueberlegung der vorhandenen mechanischen Bedingungen nicht so leicht eine zutreffende Antwort zu geben in der Lage sein. Die Physik lehrt, daß die Wandspannung eines durchströmten cylindrischen Rohres ceteris paribus dem Radius des Rohres proportional ist; oder mit anderen Worten, die Wandspannung eines durchströmten Rohres ist um so geringer, je kleiner unter sonst gleichen Verhältnissen der Radius des Rohres ist. Den extremsten Fall bietet der kapillare Tropfen dar, in dessen Inneren ganz bedeutende Drucke herrschen können, ohne daß er eine präformierte Wand nötig hätte. Diese Drucke gelangen einfach deshalb nach außen nicht zur Wirkung, weil die Oberflächenspannung des Flüssigkeitstropfens ihnen das Gleichgewicht hält. Daraus geht hervor, daß man nicht ohne weiteres von einer mechanischen Beanspruchung der Kapillarwand sprechen kann, ja es muß vielmehr angenommen werden, daß die direkte mechanische Beanspruchung der Kapillarwand eine nur sehr geringe, gar nicht in Betracht kommende sein dürfte.

Es giebt aber noch einen Faktor der in gleichem Sinne spricht und der auch für die Kapillarwand in Betracht kommen dürfte. Die Kapillaren sind für gewöhnlich allseitig von dem umgebenden Gewebsparenchym dicht umschlossen. Diese Gewebszellen haben einen gewissen Turgor und setzen ihrer Gestaltveränderung einen nicht zu unterschätzenden elastischen Widerstand entgegen. Jede Kompression dieser Zellen von außen weckt in ihrem Innern elastische Kräfte, welche bestrebt sind der Deformation entgegenzuwirken, beziehungsweise sie wieder auszugleichen. Ihre Größe hängt vom Elastizitätsmodul und von der Vollkommenheit der Elastizität ab. Obzwar genaue Untersuchungen über die hier in Frage kommende Druckelastizität der verschiedenen Organparenchyme noch fehlen, so kann man doch aus den Erfahrungen des täglichen Lebens und aus gelegentlichen Beobachtungen an Tierversuchen sagen, daß die Druckelastizität der normalen Gewebe eine ziemlich vollkommene ist, solange die angewandten Drucke nicht zu große sind um Gewebszertrümmerungen hervorzurufen. Wenn also der Binnendruck in den

Kapillaren auf deren Wand und vermittels dieser auf das umgebende Parenchym wirkt, was wegen der dichten Anlagerung des Parenchyms unbedingt notwendig wäre, dann würde in diesen eine dem Kapillardruck an Größe gleiche Kraft wachgerufen, welche von außen auf die Kapillarwand wirkt. Nun lehrt aber die Graphostatik, daß überall da wo zwei entgegengesetzt gerichtete Kräfte aufeinanderstoßen, es eine ideale Linie geben muß, wo die Richtung der Kraft ihr Vorzeichen wechselt. An dieser Stelle kann nur der Druck Null herrschen. Diese Linie mit dem Drucke Null ist die neutrale Axe des Systems, welche in unserem Falle wahrscheinlich mit der Kapillarwand zusammenfällt.

Für welche der beiden geschilderten Möglichkeiten man sich entscheiden will, kann nicht von Bedeutung sein. Ich glaube, daß beide gleichzeitig wirksam sind. Der Effekt ist aber immer der, daß eine mechanische Beanspruchung der Kapillarwand aus rein physikalischen Gründen nicht, oder nur in sehr geringem Umfange stattfindet. Damit fehlt ihr auch ein entsprechender funktioneller Reiz, welcher zur weiteren Entwickelung der übrigen Gefäßwandelemente führen könnte. Sie bleibt Zeit ihres Lebens auf ihrer ursprünglichen embryonalen Struktur stehen, zu deren Entstehung und Erhaltung nur ein ganz minimaler funktioneller Reiz nötig ist. Es ist also die Reduktion sämtlicher Gefäßwandschichten mit Ausnahme des Endothel in den Kapillaren kein Widerspruch gegen die von mir vertretene Differenzierungshypothese. Die Struktur der Kapillarwand stellt sogar eine wesentliche Stütze für die geäußerte Hypothese dar, weil sie ganz den funktionell mechanischen Bedingungen entspricht. Eine kompliziert gebaute Kapillarwand mit Muskeln, elastischem Gewebe würde geradezu die Unhaltbarkeit der Annahme einer specifischen Gewebsbildung durch verschiedene funktionelle Reize darthun.

Auch der nächste scheinbare Widerspruch gegen die von mir vertretene Differenzierungshypothese, der das Wiedererscheinen der elastischen Elemente in den Venen betrifft, läßt sich beseitigen, indem es unschwer gelingt auch hier den Nachweis zu führen, daß das Venensystem einer nicht unbeträchtlichen ziemlich konstanten Spannung unterworfen ist. Die geringe Höhe des venösen Minimaldruckes würde uns die Verteilung, namentlich aber quantitative Ausbildung des elastischen Gewebes der Wandung in den verschiedenen Abschnitten des Venensystems nicht verständlich erscheinen lassen, weil der Binnendruck, ganz abgesehen von seiner geringen absoluten Höhe, von den kleinen zu den großen Venen

sinkt, während die Massenentwickelung der elastischen Elemente gerade umgekehrt von den kleinen nach den großen Venen hin zunimmt. Dagegen konnte ich in meinen Untersuchungen über die Längsspannung des Gefäßsystems nachweisen (49), daß die Längsspannung des Venensystems sich ganz analog verhält wie die des Arteriensystemes, sie nimmt von den großen zu den kleinen Venen hin ab. Ob zwar die Intensität der Längsspannung der einzelnen Venen eine viel mehr wechselnde ist als bei den Arterien, so haben doch alle Venen immer eine kleinere Längsspannung als die korrespondierenden Arterien. Dieses Verhalten erklärt im Einklang mit der von mir aufgestellten Hypothese vollständig das topographische und quantitative Verhalten des elastischen Gewebes in der Venenwand, zugleich zeigt es auch den Grund dafür, warum das elastische Gewebe der Venen eine geringere Massenentwickelung aufweist als das der Arterien, denn die mechanische Beanspruchung der Venenwand ist zufolge der geringeren Längsspannung bedeutend geringer als jene der Arterien. Um nur ein Beispiel hierfür anzuführen sei erwähnt, daß die Aorta abdominalis nach dem Herausschneiden sich um 33,53 Proz. verkürzte, während die Vena cava inferior abdominalis desselben Tieres nur eine Verkürzung von 20,05 Proz. aufwies. Das ist ein relatives Verhältnis der Längsspannungen von 100 zu 56,82 also fast 2:1. Ein ähnliches Verhältnis zeigt auch die Massenentwickelung der elastischen Elemente in beiden Gefäßen.

E. Die Wandstruktur der Gefässe während der embryonalen und postembryonalen Wachstumsperiode in ihrer Beziehung zum funktionellen Reiz.

Erstreckten sich meine bisherigen Untersuchungen bloß auf die Verhältnisse am Erwachsenen, so soll im folgenden gezeigt werden, daß auch während der Wachstumsperiode der histologische Bau der Gefäße eine vollkommene Uebereinstimmung mit der von mir vertretenen Differenzierungshypothese aufweist. Ich werde auch hier bloß die allgemeinen Gesichtspunkte entwickeln und verweise bezüglich der detaillierten Begründung auf den speciellen Teil der vorliegenden Untersuchungen. Ganz im allgemeinen läßt sich sagen, daß sowohl die Gefäßmuskulatur als auch die elastischen und kollagenen Bindegewebselemente beim Neugeborenen an Masse weit hinter jener des Erwachsenen zurückstehen. Sie vermehren sich allmählich bis zur Pubertätszeit, um während derselben eine bedeutendere Zunahme zu erfahren und bis zur Vollendung des Wachs-

tumes noch weiter zuzunehmen. Aber auch nach beendigtem Wachstum treten weitere Veränderungen auf und im Greisenalter beginnt eine Verminderung der Wandbestandteile in Erscheinung zu treten. Paralelle Veränderungen zeigt der Blutdruck; auch er steigt zuerst allmählich an, weist während der Pubertät ein rascheres Anwachsen auf und erreicht sein Maximum im vollkräftigen Mannesalter, während bei Greisen eine Senkung beobachtet wird. Dagegen ist die Pulsfrequenz nach Quetelet (120) bis zum 25. Lebensjahre im Sinken begriffen und steigt dann nur unwesentlich an. Nach Guy (70) dauert die Abnahme der Pulsfrequenz sogar bis zum 42. Lebensjahre, um sich dann mit unwesentlichen Schwankungen konstant zu erhalten. Dafür nimmt aber die Intensität der Herzaktion (Schlagvolumen) bis zum reifen Alter sehr bedeutend zu und damit auch die Stärke der mechanischen Beanspruchung der Gefäßwände, die dann im Greisenalter wieder geringer wird. Auf Grund dieser physiologischen Schwankungen in der funktionellen Beanspruchung der Gefäßwände kann man ohne weiteres die mit dem Alter wechselnde Ausbildung der Gefäßmuskulatur erklären.

Ferner fand Morpurgo (109) an einem 15 cm langen Rindsembryo in der Arteria cruralis und carotis bereits eine deutliche konzentrische Ringmuskelschicht, während von einer Längsmuskelschicht noch nicht gesprochen wird. Auch bei menschlichen Embryonen konnte Morpurgo eine ähnliche Anordnung der Gefäßmuskeln in der Media finden. Diese embryonale Anordnung der Muskulatur entspricht ganz den Verhältnissen beim Erwachsenen, worauf ich bereits hingewiesen habe. In den feinsten noch mit einer Muskulatur versehenen arteriellen Gefäßen zeigt sich gleichfalls die Muskulatur nur cirkulär angeordnet, während die Längsmuskelschicht bereits verschwunden ist. Es lassen sich auch beim Embryo bezüglich des Blutgefäßsystems die gleichen funktionell mechanischen Bedingungen wie beim Erwachsenen annehmen. Die embryonalen pulsatorischen Blutdruckschwankungen sind jedenfalls sehr geringe, bei denen gerade noch die tangentiale Komponente als differenzierender Reiz wirksam zu werden vermag, während die nur halb so große Dehnung in axialer Richtung unterhalb der Reizschwelle bleibt. Wie die meisten Autoren, welche sich mit der Anordnung der Gefäßwandmuskeln beschäftigt haben, hält auch Morpurgo die Dehnung der Elemente in tangentialer Richtung für wesentlich für das Zustandekommen einer cirkulären Anordnung im Allgemeinen. Ein mechanischer Erklärungsversuch für die Längsanordnung der Elemente wird aber von ihm nicht gegeben, eben-

sowenig für das frühere Auftreten der Ringmuskeln. Die Frage, welche mechanischen Momente bei der Differenzierung der Muskeln eine Rolle spielen könnten, wird gar nicht gestreift.

Uebrigens hatte ich selbst Gelegenheit mich von dem früheren Auftreten der Ringmuskeln an embryonalen Gefäßen von Selachierembryonen zu überzeugen, welche mir durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Professor Fr. Hermann zur Verfügung standen, wofür ich ihm auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank sagen möchte.

Die Schwankungen des minimalen Blutdruckes lassen wohl zum Teile auch schon die mit dem Alter zunehmende Menge der elastischen Bindegewebselemente verständlich erscheinen. Wichtiger erscheint mir das Verhalten der Längsspannung. Durch die Untersuchung neugeborener Tiere konnte ich zeigen, daß die Längsspannung mit dem Alter (Längenwachstum) zwar zunimmt, daß sich aber die von mir beobachteten Differenzen in der Längsspannung einzelner Gefäßabschnitte erst postembryonal entwickeln. Daraus erklärt sich einmal die allmähliche Zunahme des elastischen Gewebes der Gefäßwand mit dem Längenwachstum überhaupt, sowie seine verschieden starke Ausbildung an einzelnen Orten des Gefäßsystems.

Auch die embryonalen Gefäße enthalten in ihren späteren Entwickelungsstadien elastisches Gewebe, wenn auch in schwächerer Ausbildung. Es muß diesbezüglich auf die gleichmäßig dehnende Kraft des minimalen Blutdruckes zurückgegriffen werden. Die Wachstumsdifferenz zwischen Gefäß und seiner Unterlage ist zwar schon beim Neugeborenen von mir nachgewiesen worden, aber sie ist gegenüber jener beim Erwachsenen verhältnismäßig gering, woraus hervorgeht, daß sie sich erst allmählich während der Embryonalzeit entwickelt haben muß. Ich habe in meiner früheren Arbeit bereits versucht eine mechanische Erklärung für die Entstehung der Wachstumsdifferenz zwischen Gefäß und Unterlage zu geben, indem ich annahm, daß der allmählich wachsende Blutdruck das Längenwachstum der Gefäße hemme, wodurch die sich immer mehr vergrößernde Längsspannung sich ausbildet. Ueber den Zeitpunkt ihrer Entstehung bin ich natürlich nicht in der Lage irgendwelche Angaben zu machen. Wenn daher beim Embryo bereits elastisches Gewebe in der Gefäßwand angetroffen wird, dann ist dieses der Ausdruck für die Anpassung der Gefäßstruktur an die herrschenden mechanischen Bedingungen eines gleichmäßigen Zuges, aber es kann nicht ohne weiteres ent-

schieden werden, ob diese gleichmäßige Spannung durch eine Wachstumsdifferenz oder durch den minimalen Blutdruck entstanden ist. Immerhin scheint es mir nicht ganz unmöglich zu sein, sich über die wirksamen Momente eine annähernde Vorstellung zu bilden, wenn man die Anordnung der vorhandenen Gebilde ins Auge faßt. Aus einer cirkulären Anordnung wird man auf eine tangential wirkende Kraft schließen können, und als solche bliebe nur der minimale Blutdruck übrig. In der That scheinen auch die elastischen Elemente bei ihrem Auftreten zuerst konzentrisch angeordnet, wie Morpurgo (109) für den 9 cm langen menschlichen Embryo angiebt. Also muß die tangentiale Komponente der dehnenden Kraft des embryonalen Blutstromes hinreichen um als Differenzierungsfaktor für das elastische Gewebe wirksam zu werden. Wollte man gegen diese Annahme die geringe Höhe des embryonalen Blutstromes ins Treffen führen, so kann die außerordentlich hohe Plastizität und Empfänglichkeit des embryonalen Gewebes für formative Reize den Widerspruch genügend erklären.

F. Das Verhalten des elastischen Gewebes anderer Organe zum funktionellen Reiz.

Im folgenden wollen wir Umschau halten, ob sich auch für andere Organe, in denen das elastische Gewebe ein integrierendes Bauelement bildet, ähnliche funktionell mechanische Beanspruchungen ermitteln lassen, wie für das Blutgefäßsystem. Auch hier erweist sich die Lunge als günstiges Untersuchungsobjekt, da ihr elastisches Gewebe eine sehr typische Anordnung besitzt. Von den feinen Bronchiolen läßt sicht ein reichliches elastisches Bindegewebsgerüst bis zu den Alveolen verfolgen, welches die letzteren in reichlich cirkulärer Anordnung umspinnt. Bei den Lungen finden wir das umgekehrte Verhältnis wie bei den Gefäßen, indem hier elastische Elemente an den Orten noch angetroffen werden, wo keine Muskeln mehr vorhanden sind. Sobald die Lungenatmung eingetreten ist, wird die Lunge dauernd über ihr elastisches Gleichgewicht ausgedehnt erhalten. Diese Spannung, welche durch den Donders'schen Druck repräsentiert wird, kann mit dem minimalen Blutdruck verglichen werden, während die periodischen Druckschwankungen bei der Inspiration und Exspiration den pulsatorischen Blutdruckschwankungen gleichzusetzen wären. Entsprechend dem negativen Druck findet eine stetige mechanische Beanspruchung der Lungenwand auf Zug statt. Die Lunge selbst kann niemals mehr vollständig entspannt werden, sobald sie einmal geatmet hat. Selbst

dann, wenn bei geschlossener Glottis eine forcierte Exspiration gemacht wird, wodurch der DONDERS'sche Druck positiv werden kann, ist der Druck in der Lunge größer als im Pleuraraume, sodaß die Lungen immer gespannt sind. Da in den Alveolen die respiratorischen Druckschwankungen nur sehr klein sind, so sind die Alveolen einer in der Hauptsache gleichmäßigen Spannung unterworfen, welche nach meiner Auffassung zur Differenzierung des elastischen Gewebes führt. Damit stimmt auch der thatsächliche histologische Bau der Alveolarwand überein. Nun könnte man glauben, daß bei der Kleinheit der Lungenalveolen ebensowenig eine mechanische Beanspruchung durch Wandspannung eintreten könnte, wie bei den Kapillaren; somit spräche das Vorhandensein des elastischen Gewebes gegen meine Hypothese. Dagegen ist vor allem anzuführen, daß die Größenverhältnisse zwischen Alveolen und Kapillaren nicht die gleichen sind, die Alveolen sind beträchtlich größer als die Kapillaren. Viel prinzipieller ist aber der folgende Unterschied. Die Kapillaren sind von einer Flüssigkeit durchströmt, die ganz andere Oberflächenspannungsgesetze besitzt als das nach allen Richtungen des Raumes ungehindert sich ausdehnende Gas, welches die Lungenalveolen erfüllt. Bei Gasen kann natürlich von einer Oberflächenspannung in dem Sinne wie beim kapillaren Flüssigkeitstropfen niemals die Rede sein. Schließlich sind die Kapillaren von einem dichtgelagerten Zellparenchym eng umschlossen, das einen Gegendruck ausüben kann, während die Lungenalveolen ein Hindernis für ihre Ausdehnung hauptsächlich erst an der Thoraxwand finden, wenngleich auch der elastische Widerstand der angrenzenden lufterfüllten Lungenpartieen nicht ganz außer Acht gelassen werden darf. So sehen wir bei einer genaueren Analyse der mechanischen Verhältnisse an den Lungenalveolen ganz andere Bedingungen gegeben als bei den Kapillaren und dementsprechend finden wir auch einen ganz verschiedenen Bau der beiden Gebilde, welcher aber in beiden Fällen mit den vorhandenen mechanischen Bedingungen und besonders mit der von mir vertretenen Differenzierungshypothese im Einklang steht.

Nun würde es sich fragen, wie verhält sich die Ausbildung des elastischen Gewebes in der foetalen Lunge, die noch nicht geatmet hat, wo von einer mechanischen Beanspruchung der Lunge in dem geschilderten Sinne nicht die Rede sein kann. Ferner wäre es wünschenswert über die Ausbildung, respective Vermehrung der elastischen Fasern der Lunge während des postembryonalen Lebens

Genaueres zu erfahren. Leider konnte ich aus Mangel an Zeit mich über den gegenwärtigen Stand dieser Fragen nicht orientieren, welche für die Lehre von der Vererbung funktioneller Eigenschaften sehr bedeutungsvoll zu sein scheinen. Darüber, daß der Bau der Lunge eine mechanisch funktionelle Struktur aufweist, kann natürlich kein Zweifel herrschen.

Schwieriger ist eine bestimmte mechanische Beanspruchung des Mesenteriums, namentlich aber des Netzes zu ermitteln, in denen zahlreiche elastische Fasern angetroffen werden. Die unregelmäßige Durchflechtung der Fasern im Mesenterium und Netz lassen Zugbeanspruchungen nach verschiedenen Richtungen hin vermuten. Daß das Mesenterium sicher auf Zug dauernd in Anspruch genommen ist, darüber kann kein Zweifel sein, denn als Aufhängeapparat des Darmes hat es die ganze nicht unbeträchtliche Last des Darmes zu tragen. Bei der enormen Verschiebbarkeit des Dünndarmkonvolutes kann schon mit Rücksicht auf die wechselnde Körperhaltung von einer Zugbeanspruchung des Aufhängeapparates in einer bestimmten Richtung gar nicht die Rede sein. Es wird vielmehr die Zugrichtung bald dahin bald dorthin orientiert sein, woraus die regellose Anordnung der elastischen Fasern verständlich wird. Dagegen bietet das Auftreten der elastischen Fasern im Netz große Schwierigkeiten für die geäußerte Differenzierungshypothese. Vielleicht bringen hier Untersuchungen über das zeitliche Auftreten dieser Elemente ein Verständnis für die hier wirksamen mechanischen Differenzierungsmomente. Beim erwachsenen Tier ist jedenfalls auch das Netz mechanisch auf Zug beansprucht. Zum mindesten muß sein Eigengewicht einen Zug bedingen, der beim Menschen wegen der aufrechten Körperhaltung und eventueller im Netz abgelagerter Fettmassen nicht gar so gering sein dürfte. Was nun die elastischen Elemente der Darmwand selbst betrifft, so gehören sie hauptsächlich der Serosa an, welche im Wesentlichen nur die mesenteriale Einscheidung der Darmschlinge darstellt und als solche an der mechanischen Beanspruchung des Mesenteriums einen gewissen Anteil hat.

Es kann nicht die Aufgabe der vorliegenden Untersuchung sein, die geschilderte Differenzierungshypothese nun an allen Organen im Detail durchzuführen, mir handelte es sich in erster Linie darum, zu zeigen, daß sie für das Blutgefäßsystem wahrscheinlich richtig sein dürfte und daß sich auch an anderen Organen eine ähnliche Abhängigkeit vermuten läßt, so daß die Aussichten für eine Verallgemeinerung der am Blutgefäßsystem gewonnenen Anschauungen nicht aussichtslos und unbegründet erscheinen. Ich kann den allge-

meinen Teil dieser Betrachtungen nicht abschließen, ohne ausdrücklich noch auf einen sehr wesentlichen Punkt hinzuweisen, der leicht zu einer irrigen Auffassung der entwickelten Hypothese führen könnte. Wenn ich auch glaube in Uebereinstimmung mit Roux annehmen zu müssen, daß ein spezifisches Gewebe sich nur auf einen bestimmten funktionellen Reiz hin entwickelt, so kann diese Hypothese doch nichts darüber aussagen, aus welchem ursprünglichen Substrat das bestimmte Gewebe hervorgegangen ist. Die Frage der Gewebsmetaplasie muß hier ganz aus dem Spiele bleiben, obgleich wenigstens für die Bindesubstanzen nach den gerade herrschenden Anschauungen es möglich erscheinen könnte, eine fortschreitende Differenzierung von niederen zu höheren Produkten durch die Einwirkung des funktionellen Reizes anzunehmen. Ebensowenig wie die geäußerte Hypothese über die Metaplasie etwas auszusagen vermag, genau so wenig kann sie auch darüber eine bestimmte Auskunft geben, in welcher Weise sich die Bildung bestimmt differenzierter Gewebe vollzieht, das heißt, ob es sich um ein Vorschieben von bereits differenziertem Gewebe gegen neue Bezirke handelt oder nicht. So könnte sich z. B. die Muskulatur unter der Einwirkung des funktionellen Reizes von den größeren gegen die kleineren Gefäße allmählich vorschieben. Ich glaube zwar nicht, daß ein solcher Vorgang als ausschließliche Regel angesehen werden darf, denn dagegen spricht das Auftreten der betreffenden Gebilde an örtlich getrennten Stellen. So ist zwischen die Arterien und Venen mit ihren muskulösen und elastischen Elementen der ganze Kapillarbezirk eingeschaltet, dem die genannten Gewebsarten vollständig fehlen. Weiterhin muß noch die Frage gestreift werden, ob die Reduktion im Bau der Kapillarwand nicht durch Reizentziehung im Sinne Roux's entstanden sein könnte. Dafür lassen sich keine Beobachtungsthatsachen anführen, so daß diese Frage mit Sicherheit verneint werden kann; denn sonst müssten sich an den ersten Anlagen der Blutgefäße alle jene Bauelemente auffinden lassen, die in der voll entwickelten größeren Arterie oder Vene vorhanden sind. Nach den übereinstimmenden Ansichten aller Autoren entspricht aber die erste Anlage des Blutgefäßsystemes dem kapillaren Typus, aus dem sich der komplizierte Bau allmählich entwickelt.

Das Problem, ob die Differenzierung durch mechanische funktionelle Einflüsse sich nur im Verlaufe der Phylogenese oder auch während der Ontogenese vollzieht, kann durch die vertretene Hypothese durchaus nicht entschieden werden. Es ist nicht unwahr-

scheinlich, daß der gesamten primären Gefäßanlage die Differenzierungsfähigkeit durch Vererbung mitgegeben wird, daß aber an bestimmten Stellen infolge des Fehlens der funktionellen Reize diese vererbte Differenzierungsfähigkeit nicht zur Entfaltung kommt. Immerhin geht aber aus all dem bisher Erörterten hervor, daß für die endgültige Gestalt der Gefäßwände der funktionelle Reiz das Bestimmende ist und daß mit größter Wahrscheinlichkeit angenommen werden darf, daß neben der Qualität auch die Intensität der differenzierenden Reize von ganz bestimmtem Einfluß ist. Somit zeigt der Bau der Gefäßwand bis in seine feinsten Strukturverhältnisse eine vollkommene Anpassung an die funktionell gegebenen mechanischen Bedingungen, welche nicht nur durch die hämodynamisch wirksamen Kräfte, sondern auch durch die Längsspannung wesentlich dargestellt werden.

IV. Das specielle Verhalten der Gefäßmuskulatur in Beziehung zum funktionellen Reiz.

Die Ringmuskeln der Blutgefäße bieten nach dieser Richtung ziemlich einfache Verhältnisse dar, welche bereits im allgemeinen Teil der Untersuchungen genügend erörtert worden sind. Interessanter sind die Verhältnisse der Längsmuskulatur an den verschiedenen Gefäßen, welche eine ausführliche Besprechung erfordern, da gerade ihre Mächtigkeit an den verschiedenen Gefäßen sehr erhebliche Schwankungen aufweist, wie aus den Untersuchungen von Eberth (37), Kölliker (87), Bardeleben (5—8), Thoma (160), Koeppe (88), Epstein (42) und vieler anderer Autoren hervorgeht. Besonders erwähnt müssen noch die Angaben von Grünstein (66) werden, der auf Grund seiner Untersuchungen vielfach den Angaben von Bardeleben und Thoma widerspricht.

Eine besonders starke Ausbildung der Längsmuskelschicht zeigen nach Eberth (37) die in ihrer Lage wenig fixierten größeren Gefäße, wie die der Baucheingeweide des Menschen und der Säugetiere, nämlich die Arteriae lienalis, renalis, umbilicalis und dorsalis penis. Nach Westphalen (182) enthält die Arteria mesenterica superior, inferior und coeliaca auch Längsmuskeln, deren Ausbildung aber erheblichen individuellen Schwankungen unterworfen ist. Es ist dies eine Bestätigung der von Berladsky (17) und Eberth (37) gemachten Angaben. Gerade für die Entstehung dieser Längsmuskelschichten lassen sich sehr leicht periodische mechanische Längsdehnungen finden, welche einmal durch die Zwerchfell- und

Bauchwandverschiebungen bei der Atmung zustande kommen. Ferner kommen die periodischen Hyperämien der Bauchgefäße während der Verdauung noch mit ins Spiel.

Der erste, welcher die Längsmuskeln genauer studierte, war REMAK (125). Er fand die später von vielen Autoren wiedergesehenen Längsmuskeln in der Adventitia des Aortenbogens, welche er bis in die Arteria iliaca communis verfolgen konnte. Ferner fand er schmale Längsmuskeln in der Intima, welche mit der Astabgabe in engstem Zusammenhang stehen und welche die Ursprungsstelle der Aeste bogenförmig umgreifen. Diese äußerst charakteristische Anordnung, die nur mechanisch bedingt sein kann, wurde von allen späteren Untersuchern (EBERTH, KÖLLIKER, THOMA, BARDELEBEN) wiedergefunden. Die Ansicht der Autoren geht übereinstimmend dahin, daß dieser Längsmuskulatur die Aufgabe zukäme, die Gefäßursprungsstelle aktiv offen zu halten, wenn durch zu starke Verengerung des Gefäßes der Ausfluß des Blutes behindert werden sollte. Diese inneren Längsmuskel fehlen nach REMAK und EBERTH an den Orten, wo für die Gefäßverzweigungen wegen der gesicherten Lage und Stromstärke der Blutsäule jenes Bedürfnis nicht vorhanden ist, wie am Truncus anonymus, der Arteria carotis und subclavia. Nach BRESGEN (28) und BARDELEBEN finden sich aber auch hier Längsmuskel. Eine solche Auffassung kann uns kein Verständnis dieser Längsmuskel bieten. THOMA (160) untersuchte das Verhalten näher und fand eine Abhängigkeit ihrer Stärke vom Größenverhältnis zwischen Stamm und Zweig. Es ergeben sich ganz ähnliche Gesetzmäßigkeiten, wie sie ROUX (130) für die Größe des Ablenkungswinkels des Stammes gefunden hat. Damit ist ihre mechanische Entstehungsursache schon vollkommen klargelegt.

Ich war in meiner früheren Mitteilung (49) auf Grund von Versuchen mit stationärem Strömen in offenen und abgebundenen Gefäßen zu dem Schlusse gelangt, daß der Hauptangriffspunkt der längsdehnenden Kraft des Blutstromes an den Verzweigungsstellen gelegen ist. Ein gleiches gilt natürlich auch für die Längsdehnung der pulsatorischen Druckschwankungen, weshalb gerade an diesen Stellen eine mächtige innere Längsmuskulatur auftreten muß. Daß die mangelnde Ausbildung dieser Längsmuskeln mit der Sicherung der Lage des Gefäßes nicht zutrifft, geht am besten daraus hervor, daß sich auch an der Teilungsstelle der Aorta nach THOMA (160) und BARDELEBEN (7) eine sehr mächtige innere Längsmuskelschicht vorfindet. BARDELEBEN (7) hat das Verhalten

der Längsmuskulatur der Arterien einer sehr eingehenden Untersuchung unterworfen. Er findet sie in allen mittleren und größeren Arterien, besonders stark sind die Längsmuskel der Adventitia an der Arteria subclavia entwickelt, desgleichen besitzt der Arcus aortae eine stärkere Längsmuskulatur. Dieses reichliche Erscheinen der Längsmuskel an der Subclavia und Carotis dürfte aller Wahrscheinlichkeit nach mit der periodischen Längsdehnung der Gefäße durch die Atmung zusammenhängen. Sie einzig und allein auf Kosten der periodischen Blutdrucksteigerung bei der Atmung setzen zu wollen, wie Bardeleben es thut, halte ich nicht für angängig. Der gesteigerte Blutdruck würde nicht die besonders starke Ausbildung der Längsmuskel erklären können. Dazu bedarf es einer Kraft, die axial dehnend wirkt und das ist für die Subclavia die Erweiterung des Thorax. Auch die Extremitätengefäße zeigen entsprechend ihrer wechselnden Dehnung in axialer Richtung eine sehr verschiedene Ausbildung der Längsmuskeln.

Die von Bardeleben aufgestellte Differenzierungshypothese führt sowohl die elastischen als muskulösen Bestandteile auf eine gemeinsame mechanische Beanspruchung zurück und wendet sich namentlich gegen die von Ranvier (124) vertretene Gegenüberstellung des elastischen und muskulösen Gewebes. Nach Bardeleben ergänzen sich die beiden Gewebe gegenseitig in mechanischem Sinne, indem sie gemeinsam und gleichzeitig wirken, eines ohne das andere nicht bestehen kann. „Eine Vergleichung der Stellen und Organe, wo glatte Muskeln im Organismus vorkommen, ergibt, daß da, wo konstanter oder langanhaltender oder oft wiederholter, aber quantitativ mäßiger Druck oder Zug wirken, glatte Muskeln sich finden". Daß diese Annahme Bardeleben's nicht zutrifft, ist schon durch meine vorausgegangenen Erörterungen klar geworden. Die Längsmuskeln in der Adventitia der Aa. carotis, Aorta iliaca möchte Bardeleben mit den durch die Blutwelle gesetzten longitudinalen Verschiebungen der Gefäße in Verbindung bringen, wobei sie ein Corrigens der elastischen Nachwirkung sein sollen. Bardeleben glaubt offenbar, daß an den großen Gefäßen bedeutende pulsatorische Längenänderungen vorhanden sind, was aber auf Grund meiner Dehnungsversuche ganz entschieden in Abrede gestellt werden kann.

Aus den Untersuchungen Thoma's (160) geht hervor, daß bei einem 20—24-wöchentlichen menschlichen Foetus noch keine Längsmuskeln in der Adventitia vorhanden sind, es finden sich nur innere Längsmuskeln an den Verzweigungsstellen der Gefäße. Bei dem

während der Geburt verstorbenen Kinde zeigte die Aortenintima an der Einmündungsstelle des Ductus Botalli eine stärkere Längsmuskellage. Im Ductus selbst waren die Längsfasern der Media sehr stark entwickelt, was wohl mit der periodischen Längsdehnung des Ductus durch die Herzthätigkeit zusammenhängt. Auch sind die Muskeln in der Intima der Aorta descendens stärker entwickelt. Die Media ist unter der Einmündungsstelle des Ductus erheblich verdickt und zeigt eine unregelmäßige Anordnung der Muskelfasern, die weiter nach abwärts wieder verschwindet. Meiner Meinung nach hängt die stärkere Entwickelung der Muskulatur in diesem Alter mit der Zunahme der pulsatorischen Dehnung zusammen. An der Einmündungsstelle des Ductus Botalli müssen Wirbel entstehen, wodurch die mechanische Beanspruchungsrichtung der Gefäßwand eine unregelmäßig wechselnde ist, welches Verhalten in der unregelmäßigen Anordnung der Muskeln seinen sichtbaren Ausdruck findet.

Während des ersten und zweiten Lebensjahres haben sich die längsverlaufenden Muskeln der aufsteigenden Aorta in starker Masse entwickelt. Es erklärt sich auch dieses Verhalten auf rein funktioneller Basis. Mit dem Verschluß des Ductus Botalli passiert mehr Blut in die Aorta ascendens; das linke Herz hat sich verstärkt, wodurch gleichfalls eine gesteigerte pulsatorische Beanspruchung der Aorta ascendens und des Bogens eingetreten ist. Dieser Teil wird wie ein Federmanometer durch die pulsatorischen Drucksteigerungen gedehnt, wodurch sich die nunmehr erfolgende reichliche Ausbildung der Längsmuskel genügend verstehen läßt. Durch die Spannungsänderungen des Bogens kommen auch periodische Spannungsänderungen in den von ihm entspringenden Gefäßen zustande, welche die Entstehung der Längsmuskeln schon erklären würden, aber es kommt als fundamentaler Unterschied gegen das Embryonalleben die respiratorische Erweiterung und Verengerung des Thorax hinzu, wodurch die vom Bogen abgehenden Gefäße periodischen Längsspannungen unterworfen werden. Aus all den Gründen können sich die Längsmuskeln an den Thoraxgefäßen erst nach der Geburt stärker entwickeln. Nach abwärts in der Aorta ascendens ist die Längsmuskulatur weniger mächtig als in der Aorta ascendens und im Bogen. Es rührt dies davon her, daß sich an der Aorta descendens bereits eine Längsspannung entwickelt hat, wodurch die relativen Druckzunahmen geringer sind als an der Aorta ascendens und am Bogen; ferner fallen

für die Bauchaorta die mechanischen Dehnungen durch die Atmung ganz weg oder erfahren doch eine wesentliche Einschränkung.

Ein besonders interessantes Verhalten zeigt die Muskulatur der Arteria ovarica und Arteria uterina. Nach Westphalen (182) fehlen bis zum 18. Lebensjahre die Längsmuskeln in der Adventitia der Arteriae uterinae vollständig und sind im späteren Alter immer, wenn auch in wechselnder Stärke vorhanden. Nach dem 50.—70. Jahre nehmen sie wieder ab. Von besonders begünstigendem Einfluß für ihre Massenentwickelung scheint die Gravidität zu sein, wie schon Berladsky (17) gefunden hat, denn die Adventitia der Arteria uterina besteht während der Gravidität und des Puerperiums vorzugsweise aus Bündeln glatter Längsmuskeln, was bereits von His (79a) konstatiert wurde. Auch in der Media der genannten Arterien treten nach dem 18. Lebensjahre Längsmuskeln auf, die bei Föten, Kindern und Greisinnen vollständig fehlen. Bei Multiparen treten nach Westphalen auch in der Intima der Arteria uterina in der Nähe ihres Ursprunges Längsmuskeln, seltener cirkuläre auf. Weiter hat Westphalen in Uebereinstimmung mit Balin (2) in senilen Uterinarterien die Media atrophiert gefunden, in Balin's Fällen fehlte sie sogar vollständig. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß diese geschilderten Veränderungen mit der verschiedenen mechanischen Beanspruchung der Gefäßwand während der Entwickelung des Genitalapparates, Menstruation, Geburt zusammenhängen, wobei mächtige pulsatorische und andere periodische Dehnungen der Gefäßwand auftreten.

Ein viel mannigfaltigeres Bild bietet das Verhalten der Muskeln in den Venen dar. Wie bei den Arterien finden sich in den kleinen Venen nur Ringmuskeln, worauf schon hingewiesen worden ist. Nach Ranvier (124) sind die cirkulären Muskelfasern in der unteren Hohlvene wenig entwickelt, dafür tritt aber eine viel dickere Schicht längsverlaufender Fasern auf, wie in den anderen Venen. Eberth (37) hat ein Gleiches für die Vena cava inferior innerhalb und unterhalb der Leber angegeben. Epstein (42) findet die Media der Cava inferior sehr arm an Muskeln, dafür hat aber die Adventitia eine verhältnismäßig starke Längsmuskulatur. Unterhalb des Abganges der Vena renalis ist zwar diese Längsmuskulatur noch immer reichlich, aber sie ist an Masse geringer als in der Nähe des Zwerchfelles. Von der Teilungsstelle der Vena cava ab nehmen nach der Peripherie zu die Ringmuskeln zu und die Längsmuskeln ab. Diese eigentümliche Verteilung der Längsmuskeln läßt sich leicht verstehen. Durch die direkte Beobachtung habe ich mich am lebenden Tier oft

überzeugt, daß die Vena cava inferior durch die Zwerchfellsbewegungen mächtigen periodischen Dehnungen ausgesetzt ist, welche natürlich in der Nähe des Zwerchfells am stärksten sind und gegen die Peripherie zu immer kleiner werden. Wenn nun in der Nähe des Zwerchfells die Vena cava inferior eine relativ mächtigere Entwickelung der Längsmuskeln aufweist als die Aorta an der gleichen Stelle, so beruht das einfach darauf, daß die Vene durch ihre Befestigung im Foramen quadrilaterum des Zwerchfells stärkeren Längsdehnungen ausgesetzt ist als die durch den Hiatus aorticus hindurchtretende Aorta. Dazu kommt auch noch die geringere Längsspannnng der Vene, welche eine viel größere Spannungsvermehrung zuläßt als bei der Aorta.

Ferner hat Mehnert (108) auch an der Vena cava superior Längsmuskel beschrieben, die sich nur durch ihre weit geringere Massenausbildung von jenen der Vena cava inferior unterscheiden. Auch dieses Verhalten läßt sich auf Grund der von mir vertretenen Hypothese leicht verstehen, weil die periodischen Dehnungen der oberen Hohlvene nur von dem sich kontrahierenden Vorhof allein herrühren und geringer an Umfang sind als die durch die Zwerchfellsbewegungen bedingten.

Epstein (42) versucht gleichfalls die Muskelanordnung in der unteren Hohlvene mechanisch zu erklären. Nach ihm sollen „die durch die Respirationsbewegungen bedingten Druckschwankungen in der Bauchhöhle das Venenlumen rhythmisch erweitern und verengen, wodurch unter Mitwirkung der Klappenapparate des Herzens einerseits und der kleinen Venen andererseits der Blutstrom weitergepumpt wird. Unter solchen Verhältnissen, bei ausgiebigen passiven Bewegungen der Venenwand ist eine Ringmuskulatur ohne Bedeutung. Sie kommt deshalb bei denjenigen Beziehungen, welche zwischen funktioneller und nutritiver und formativer Thätigkeit der Gewebe bestehen, nicht zur Entwickelung“. Die trotzdem vorhandenen Ringmuskeln können nach Epstein vielleicht als Generatoren der elastischen Fasern betrachtet werden. Wäre Epstein's Anschauung richtig, daß die Druckschwankungen in der Bauchhöhle die Entwickelung der Ringmuskeln hemmen, dann wäre gar nicht einzusehen, warum durch eben diese Druckschwankungen nicht auch die Entstehung der Längsmuskeln verhindert werden soll. Hier wird meine Erklärung den thatsächlichen Verhältnissen besser gerecht.

Während die Venen des schwangeren Uterus nach Eberth (37) nur Längsmuskeln enthalten, fehlen nach diesem Autor dieselben

gänzlich in den BRESCHET'schen Knochenvenen, Retinalvenen und Venen der mütterlichen Placenta. In diesen Gefäßen kann aber auch keine in Betracht kommende periodische Längsdehnung stattfinden. Bezüglich der Retinalvenen kann uns das um so weniger wundern, da nach KÖLLIKER's (87) Angaben bereits in der Media der Retinalarterien von weniger als 45 μ Durchmesser die Muskulatur vollkommen fehlt. Dieses Verhalten hängt offenbar mit dem intraoculären Druck zusammen, wodurch den pulsatorischen Drucksteigerungen in den Arterien durch den intraoculären Druck sehr bald das Gleichgewicht gehalten wird, so daß sie eine mechanische Beanspruchung der Gefäßwand nicht mehr herbeiführen können.

Nach EBERTH fehlt die Muskulatur auch den Pial- und Duralvenen. Neuerdings sind die Strukturverhältnisse der Gehirnvenen von TRIEPEL (173) einer eingehenden Untersuchung unterzogen worden. Dieser Autor fand in allen größeren und mittelgroßen Gehirnvenen glatte Muskeln, deren Anzahl aber nicht erheblich ist. Die Muskeln liegen immer vereinzelt und bilden niemals eine zusammenhängende Schicht. Eine eigentliche Media ist nicht vorhanden. In der Wand der mittelgroßen Gehirnvenen nimmt die Zahl der Muskelkerne ab und in der Wand der kleinen Venen sieht man nur höchst selten einmal einen Muskelkern. Aus den Angaben TRIEPEL's geht auch hervor, daß die Ringmuskeln an kleineren Venen noch vorhanden sind, wo die Längsmuskeln bereits fehlen. Die überaus spärliche Entwickelung der Muskulatur an den Gehirnvenen wird wohl ähnliche Gründe haben wie bei den Augenarterien, indem hier als Gegenkraft gegen die geringe pulsatorische Beanspruchung der Venenwand der intracranielle Druck wirkt.

Auch die von BARDELEBEN (6) angegebenen Thatsachen über die Ausbildung der Venenmuskulatur stimmen ganz mit der von mir vertretenen Differenzierungshypothese überein. Ebenso der Befund EPSTEIN's (42), daß an der Venenintima an den Astursprungsstellen schleifenförmige Längsmuskeln vorhanden sind, die bereits von NORMAN CHEVER (111) gesehen wurden. Entsprechend der geringen Höhe der pulsatorischen Schwankungen sind diese Muskeln auch viel schwächer entwickelt als in den Arterien.

Eine besonders eingehende Untersuchung hat die Muskulatur der Vena portae und ihrer Wurzeln erfahren. EBERTH (37) und KÖLLIKER (87) haben bereits darauf hingewiesen, daß in der Vena portae neben der Ringmuskulatur die Längsmuskeln eine starke Ausbildung zeigen. Ein gleiches gibt auch MEHNERT (108) an, der be-

züglich der Ausbildung der Ring- und Längsmuskelschicht bedeutende individuelle Schwankungen beobachtete. Nach KOEPPE (88) zeigt der Stamm der Pfortader eine annähernd gleichstarke Entwickelung von äußeren Längs- und inneren Ringmuskelfasern. Nach dem Darme zu herrschen die Ringmuskelfasern vor, die Längsmuskeln sind in den feinsten Aesten der langen und kurzen Darmvenen nur noch vereinzelt anzutreffen, während die Ringmuskulatur noch in ziemlicher Stärke vorhanden ist. Dagegen herrschen nach der Leber zu die Längsmuskeln vor und sind in den Leberästen allein vorhanden. Es liegt nahe, für die Pfortader die gleichen mechanischen Bedingungen wie für die untere Hohlvene anzunehmen, da die Leber selbst ausgiebige respiratorische Verschiebungen erfährt, so werden die Lebergefäße und der Stamm der Pfortader in der Längsrichtung periodisch auf Zug beansprucht, welche Beanspruchung mit der wachsenden Entfernung der Pfortaderwurzeln von der Leber immer mehr und mehr abnimmt, womit die Massenentwickelung der Längsmuskeln in den verschiedenen Abschnitten des Portalsystemes übereinstimmt. Für die starke Entwickelung der Ringmuskeln in den peripheren Wurzeln kommen die periodischen Druckschwankungen bei der Verdauung, sowie das eigenartige Verhalten des vom Splanchnicus versorgten Gefäßgebietes in Betracht.

Ich glaube, daß die bisher angeführten Beispiele genügend für die Zulässigkeit der von mir vertretenen Hypothese für die Entstehung der glatten Muskeln sprechen. Ich könnte leicht noch viel mehr solche Beispiele anführen, was ich aber unterlasse, um den Umfang der vorliegenden Mitteilung nicht gar zu ungebührlich zu erweitern.

V. Das specielle Verhalten des elastischen Bindegewebes der Gefäße in Beziehung zum funktionellen Reiz.

Das Verhalten der elastischen Elemente der Adventitia der verschiedenen Arterien bietet der von mir vertretenen Hypothese keine Ursache zu einer eingehenderen Besprechung; ich kann diesbezüglich auf die Ausführungen des allgemeinen Teiles verweisen. Als einziges Beispiel führe ich an, daß nach MEHNERT (108) in der Adventitia der Arteria subclavia zahlreiche parallel der Längsachse gerichtete elastische Fasern und Membranen vorhanden sind, welche in der Arteria axillaris spärlich sind. Es fehlt dafür auch in der letzteren der konstante Zug, welcher durch die Wachstumsdifferenz zwischen knöchernem Brustkorb und Gefäß besteht. Die Media

zeigt die reichlichsten elastischen Elemente, die in den kleinen Gefäßen vollständig fehlen können, wogegen in den großen Arterien die Muskulatur gegenüber den elastischen Bestandteilen wesentlich zurücktritt. Dafür, daß die letzteren hauptsächlich von der Längsspannung der Gefäße abhängig sind, spricht vor allem die sehr auffällige von Eberth (37) gefundene und von Berladsky (17) bestätigte Thatsache, daß die elastischen Elemente der Media im Anfangsteile der Aorta und Pulmonalis fehlen. Würden die elastischen Fasern durch die pulsatorischen Wandspannungen der Gefäße zur Differenzierung gelangen, wie Bardeleben (7), besonders aber Triepel (171 und 173) annimmt, dann müßte gerade hier die mächtigste Entwickelung derselben angetroffen werden, weil hier die stärkste pulsatorische Beanspruchung der Gefäßwand stattfindet. Sehen wir hingegen den konstanten Zug der Längsspannung als Differenzierungsfaktor an, dann kann das Fehlen der elastischen Elemente an dieser Stelle nichts Befremdendes haben, weil nach meinen früheren Untersuchungen der Anfangsteil der Aorta keine nennenswerte Längsspannung besitzt.

Auch die Intima zeigt ein sehr verschiedenes Verhalten in der Ausbildung ihrer elastischen Elemente. Sie erreichen, wie namentlich aus den Untersuchungen Thoma's (160) hervorgeht, eine besonders reichliche Ausbildung in der Aorta thoracica descendens und abdominalis, so daß Thoma von einer eigenen „elastisch muskulösen Schicht“ spricht. Beim Foetus der 20.—24. Schwangerschaftswoche enthält die Intima bereits eine elastische Membran, während in der Media elastische Häute in ringförmiger Anordnung zu finden sind. Diese letzteren Elemente der Media fehlen aber in den Seitenzweigen der Aorta sowie im Ductus Botalli, oder sind daselbst schwächer ausgebildet, worauf schon Langer (97) und Walkoff (180) hingewiesen haben. In der Aorta ascendens fehlt während dieser Zeit auch die innere elastische Membran der Intima. Selbst bei einer Frühgeburt aus der 30.—33. Schwangerschaftswoche waren in der Aorta oberhalb der Klappen noch *keine* elastischen Elemente der Intima nachweisbar. Die geschilderte Entwickelung der elastischen Elemente läßt sich ohne weiteres mit *dem Verhalten der Längsspannung* in Uebereinstimmung bringen.

Im horizontalen Teile des Aortenbogens treten in der 30.—33. Schwangerschaftswoche an den Ursprungsstellen der großen Aeste längsgerichtete elastische Fasern auf (Thoma); gerade an diesen Stellen des Bogens muß natürlich auch am frühzeitigsten eine Längsspannung sich entwickeln, was mit der *Astabgabe* in Verbindung

gebracht werden muß. Denn auch das elastische Gewebe zeigt an den Astursprüngen sehr eigenartige, den Muskelschleifen ähnliche Bildungen, wie auch TRIEPEL (171) angiebt. Nach meinen früheren Untersuchungen konnte ich annehmen, daß gerade die Astabgabestellen durch den Blutstrom am stärksten längsgespannt werden, so daß wir uns über das frühzeitige Auftreten elastischen Gewebes gerade an diesen Stellen nicht wundern können. In der Brustaorta unterhalb der Einmündungsstelle des Ductus wird die Elastica interna, welche oberhalb des Ductus eine einfache Haut war, ziemlich stark. Ebenso haben die elastischen Membranen der Media an dieser Stelle mächtig zugenommen und sind in den Hauptästen bereits in großer Zahl nachweisbar. Entsprechend der Zunahme der Längsspannung mit dem wachsenden Alter nimmt auch das elastische Gewebe der Aorta an Masse zu, wobei die Aorta descendens, namentlich aber die Aorta abdominalis entsprechend dem Verhalten der Längsspannungen gegenüber der Aorta thoracica durch eine relativ schärfere Differenzierung der elastischen Elemente hervortritt. Die im Brust- und Bauchteil der Nabelblutbahn gefundenen subendothelialen elastischen Membranen kommen nach THOMA (160) auch im Beckenteil der Nabelblutbahn vor, ohne aber auf dieselben beschränkt zu bleiben. Sie treten erst nach dem fünften Jahre auf. Die elastischen Elemente sind zwar teilweise schon beim Foetus vorgebildet, sie gewinnen aber erst in der extrauterinen Wachstumsperiode sehr bedeutend an Mächtigkeit und räumlicher Ausbreitung. Ihre mächtigste Entwickelung erreichen sie während des postembryonalen Lebens in der Nabelblutbahn. Dies soll nach THOMA (160) zweifellos unter dem Einfluß der lebhaften Stoffwechselvorgänge geschehen, welche hier zur Bildung von Bindegewebe führen, während die elastischen Elemente der Aorta ascendens zeitlebens verhältnismäßig schwach sind und sich erst nach der Geburt zu differenzieren beginnen. Ich erkläre die mächtige Ausbildung des elastischen Gewebes der Nabelblutbahn nach der Geburt dadurch, daß gerade dieser Teil des Gefäßsystems eine sehr starke Längsspannung aufweist, wodurch eine dauernde gleichmäßige Beanspruchung der Gefäßwand auf Zug eintritt. Eine Unterstützung erfährt diese Anschauung auch dadurch, daß der Intima der embryonalen Arteria subclavia die elastische Membran fehlt und sich erst beim Neugeborenen nachweisen läßt und im späteren Leben gleich den übrigen elastischen Elementen eine bedeutende Verstärkung erfährt, wie GRÜNSTEIN

(66) nachgewiesen hat. Ferner fand Morpurgo (109) in der Carotis des 15 cm langen Rindsembryo in der Media die ersten elastischen Elemente, während sie in der Cruralis noch fehlen. Es hängt dieses Verhalten sicherlich mit dem geringeren Längenwachstum der hinteren Extremitäten gegenüber der Entwickelung des Vorderkörpers während der Embryonalzeit zusammen. Weiter zeigen die Untersuchungen Westphalen's (182) auch für die Arteria uterina und ovarica die Abhängigkeit der Ausbildung der elastischen Elemente von der mechanischen Beanspruchung im Sinne der von mir vertretenen Hypothese. Die Adventitia der Arteria uterina des Neugeborenen ist vollständig frei von elastischen Elementen; beim dreijährigen Kinde sind feinste elastische Fäserchen von verschiedener Verlaufsrichtung vorhanden, die bis zum 16. Jahre eine weitere Zunahme erfahren. Aehnliche Verhältnisse zeigen die elastischen Bestandteile der Media und auch der Intima. Bei der Multipara hatten alle elastischen Bestandteile eine weitere Zunahme in ihrer Ausbildung erfahren. Immer sind aber die elastischen Elemente dieser Arterien schwächer entwickelt, sowohl an Zahl als auch Mächtigkeit, wie die anderer Arterien. Die Längsspannung ist auch an diesen Arterien wesentlich schwächer als z. B. an der Aorta abdominalis. Zur Zeit der Pubertätsentwickelung, in der das Becken allmählich seinen weiblichen Charakter annimmt, wird sich durch das Knochenwachstum auch allmählich eine größere Längsspannung der Arteria uterina einstellen müssen. Kommen dann noch wiederholte Graviditäten hinzu, so werden durch die langsamen Vergrößerungen des Uterus diese Gefäße durch lange Zeit einer erhöhten, sich gleichmäßig vergrößernden Spannung ausgesetzt, so daß an die Gefäßwand nicht unbeträchtliche Ansprüche im Sinne eines fortwährendes Zuges gestellt werden. Aehnlich interessante Verhältnisse zeigt auch die Arteria umbilicalis. Nach Strawinski (150) ist der Nabelschnuranteil derselben verhältnismäßig arm an elastischen Elementen, die Elastica interna fehlt nahezu ganz. Sie entwickelt sich erst im intraabdominalen Anteile der Arteria umbilicalis als eigene Membran und nimmt gegen die Arteria iliaca hin an Dicke und Festigkeit zu. Die Nabelschnur selbst ist so gut wie gar nicht längsgespannt, weshalb in ihren Arterien keine höhere Längsspannung herrschen kann, als sie die axiale Komponente des minimalen Blutdruckes hervorzubringen vermag; dagegen muß der intraabdominale Anteil der Nabelarterie, soweit er in der Bauchwand verläuft, genau die gleiche Längsspannung haben wie die Aorta abdominalis, denn die ventrale Leibeswand ist sicher-

lich nicht weniger gewachsen als die dorsale, sie wird im Gegenteil wegen ihrer Wölbung wahrscheinlich eine größere Längsspannung der in ihr verlaufenden Gefäße bedingen, als sie an den auf der Wirbelsäule verlaufenden Gefäßen durch die Wachstumsdifferenz zustande kommt.

Ferner tritt nach TRIEPEL's (171) Untersuchungen die innere elastische Haut der Gehirnarterien besonders stark hervor, während die elastischen Elemente der Media sehr gering entwickelt sind, namentlich treten die elastischen Längsfasern auffallend zurück. Da eine besondere Längsspannung der Gehirngefäße auf Grund von Wachstumsverschiebungen nicht wesentlich in Frage kommen kann, bietet das Zurücktreten der elastischen Längsfasern keine auffällige Erscheinung dar. Als dehnende Kraft kommt bei den Gehirnarterien nur der Binnendruck in den Gefäßen in Frage, der natürlich in axialer Richtung nur halb so stark wirkt wie in der tangentialen, ein neuer Grund für das Zurücktreten der elastischen Längsfasern. Unerklärlich bleibt mir einstweilen die Angabe TRIEPEL's, daß die Dicke der elastischen Elemente der Gehirnarterien nicht nur relativ, sondern auch absolut stärker ist als die anderer gleichgroßer Arterien.

Das Verhalten des elastischen Gewebes in den Venen ist nicht so genau studiert worden wie das der Arterien, die Angaben der verschiedenen Autoren bewegen sich mehr in allgemeiner Richtung und haben deshalb bereits im allgemeinen Teil dieser Untersuchungen ihre Berücksichtigung gefunden. Was das spezielle Verhalten anbelangt, so sei Nachfolgendes erwähnt. Nach EBERTH (37) ist die unmittelbar unter dem Endothel liegende elastische Membran nie von der Mächtigkeit und Festigkeit jener der Arterien und behält meist den Charakter eines zarten und ziemlich lockeren Netzes mit vorherrschender Längsfaserung, die nur selten, wie in den großen Stämmen, sich zu gefensterten elastischen Häuten entwickeln. Die innere elastische Längshaut zwischen Endothel und Elastica interna fehlt manchen Venen ganz. EPSTEIN (42) gibt in Uebereinstimmung mit den meisten Autoren an, daß die elastischen Elemente der Venen ein sehr wechselndes Verhalten darbieten. In der innersten Schicht der Intima sind die elastischen Fasern vorzugsweise longitudinal, in der Media mehr cirkulär angeordnet. Auch bei den Venen findet sich an den Verzweigungsstellen eine Aufblätterung der Elastica interna im Gebiete der Muskelschleifen. Eine genauere Untersuchung liegt über das elastische Gewebe der Gehirnvenen vor. Nach TRIEPEL (173) wechselt das elastische Gewebe

der Gehirnvenen an den verschiedenen Stellen und je nach der Größe der Venen, ja sogar innerhalb desselben Querschnittes nicht ganz regelmäßig. In den kleineren Venen ist das elastische Gewebe in geringerer Menge vorhanden, es nimmt aber nicht parallel mit dem Kaliber ab. Auffallend gering ist es in der Vena basalis und noch geringer in der Vena terminalis entwickelt, während die kleinen Venen der Plexus chorioidei noch ziemlich reich mit elastischem Gewebe versehen sind. Für diese Bildungen läßt sich sehr schwer eine bestimmte mechansiche Beanspruchung ausfindig machen, da namentlich die Gefäße der Plexus chorioidei im Verlaufe der Gehirnentwickelung sehr komplizierten mechanischen Bedingungen unterworfen sind. Eine etwas stärkere Ausbildung des elastischen Gewebes findet sich in der Wandung der Sinus und Uebergangsvenen, deren Innenfläche von einem sehr dichten Gitter aus elastischem Gewebe überkleidet wird, das die Stelle einer Membran vertritt; dieses elastische Gitter fehlt in den Gehirnvenen. Triepel nimmt zur Erklärung dieser Strukturverhältnisse an, daß ein Sinuspuls vorhanden sei. Die Gehirnvenen sollen bei jeder pulsatorischen Drucksteigerung eine Kompression erfahren, wodurch eine kleine Blutmenge in die Sinus gepreßt werden soll. Diese periodische Erhöhung der Wandspannung in tangentialer Richtung soll in der Differenzierung des elastischen Gitters ihren morphologischen Ausdruck finden. Ich halte Triepel's Annahme von dem Zustandekommen eines Sinuspulses nicht für wahrscheinlich, denn es wäre schwer zu verstehen, warum die Gehirnvenen allein und nicht auch die Sinus selbst komprimiert werden sollen, wenn überhaupt eine pulsatorische Kompression der Venen stattfinden würde, was mir aber mehr als zweifelhaft erscheint. Meiner Meinung handelt es sich auch bei diesen Gitterbildungen um die Wirkung eines gleichmäßigen Zuges, indem die Sinuswand wie alle Blutgefäße langsamer wächst als ihre knöcherne Unterlage, wodurch sie eine Spannung erfahren muß, was bei der innigen Verbindung zwischen Schädelknochen und Gehirnvenensinuswand nicht zu umgehen ist. Da das Schädeldach ein allerdings unregelmäßiges Gewölbe darstellt und die Schädelknochen ein nach allen Richtungen strahlenförmiges Wachstum von ihren Ossifikationspunkten aufweisen, so kann von einem Vorherrschen der Spannung nach einer Richtung wie bei der Längsspannung natürlich nicht die Rede sein. Hier haben wir es infolgedessen auch mit keiner bestimmten Anordnung der durch diese verschieden gerichteten Zugspannungen bedingten Differenzierungsprodukte zu thun, es muß

eine gitterförmige Anordnung sich ausbilden. Dieser mechanischen Beanspruchung entsprechend finden wir auch thatsächlich die Gitteranordnung der elastischen Elemente.

VI. Spezielles Verhalten der intimalen Bindegewebsschicht in Beziehung zum funktionellen Reiz.

Das Auftreten von Bindegewebe in der Arterienintima ist von THOMA und seinen Schülern eingehend studiert worden. Bereits früher hatten EULENBERG (43), RISSE (129) und KÖLLIKER (87) solche intimale Bindegewebslagen in den großen Gefäßstämmen beschrieben, sie fanden gleich LANGHANS (98), daß das Bindegewebe in den kleineren Arterien, z. B. der Carotis communis, niemals eine so mächtige Ausbildung erfährt wie in der Aorta thoracica und abdominalis. Nach THOMA (160) ist in keinem Abschnitte des Aortensystems des Foetus, abgesehen von der Semilunarklappenregion, Bindegewebe in der Intima vorhanden. Innerhalb der ersten 2 Monate nach der Geburt läßt sich an den Carotiden, Subclaviae, Anonymae und Aortae ascendentes keine wesentliche Strukturänderung nachweisen, während in der Aorta unterhalb des Ductus Botalli eine allerdings nicht sicher nachgewiesene Bindegewebsschicht unter dem Endothel auftritt. Sie reicht bis zur Teilungsstelle und nimmt von oben nach unten an Stärke ab. Sie beschränkt sich in der Gegend des Ursprunges der Arteria coeliaca auf die hintere Hälfte des Aortenumfanges, an der Teilungsstelle der Aorta selbst fehlt einstweilen noch das Bindegewebe. In der Arteria iliaca communis und interna ist gleichfalls Bindegewebe aufgetreten, dagegen bleibt die Externa frei davon. Das Bindegewebe der Arteria iliaca interna wird um so stärker, je mehr man sich der Arteria umbilicalis nähert, in der es eine mächtigere Entwickelung gewinnt. Bis zu diesem Stande hat sich die Bindegewebslage während der ersten zwei Jahre entwickelt, wobei namentlich in der Aorta abdominalis vom 6. Monat ab eine sehr starke Bindegewebsvermehrung zu konstatieren ist. Im fünften Jahre findet THOMA das Bindegewebe der Aorta abdominalis nicht unerheblich stärker ausgebildet als in der Aorta thoracica descendens. Dabei kommen weitgehende individuelle Schwankungen vor, indem z. B. bei einem 12-jährigen Knaben eine reichliche Bindegewebsanlage in der absteigenden Aorta nachzuweisen war, während bei einem 14-jährigen Mädchen der Nachweis nur mit einigen Schwierigkeiten gelang. Weiterhin erfährt das Bindegewebe bis zum 22.—24. Jahre eine fortschreitende Zunahme in seiner

Ausbildung. So tritt es auch in der Intima der vom Aortenbogen abgehenden Aeste auf, ferner im Ursprungskegel der Arteria coeliaca und mesenterica superior. Eine besondere Zunahme erfährt das Bindegewebe an den Teilungs- bezw. Astabgabestellen und auch zu dieser Zeit hat das Bindegewebe der Aorta abdominalis und Arteria iliaca communis eine besondere Zunahme erfahren. Im Beckenanteil der Nabelblutbahn hat das Bindegewebe im Verhältnis zum Gefäßdurchmesser zugenommen, je näher man der Umbilicalarterie kommt.

Thoma erklärt diese Lokalisation der Bindegewebsschicht als auf die Nabelblutbahn beschränkt, indem er für das Auftreten des Bindegewebes in den großen Bogengefäßen und der Arteria uterina eine Sonderstellung annimmt. Diese Bindegewebsentwickelung muß mit den mechanischen Verhältnissen des Blutumlaufes in der Nabelblutbahn nach der Geburt zusammenhängen. Durch die Unterbrechung des Placentarkreislaufes tritt nach Thoma ein Mißverhältnis zwischen Gefäßweite und Blutmenge des Kindes ein, weil durch den Wegfall der im Placentargebiet enthaltenen Blutmenge das Gefäßsystem relativ zu weit wird. Die Folge davon ist eine Stromverlangsamung im Bereiche der früheren Nabelblutbahn. Diese Stromverlangsamung wird aber durch die Kontraktion der Gefäßmuskulatur ausgeglichen, um die ursprüngliche Stromgeschwindigkeit wieder herzustellen. Reicht jedoch die Muskelkontraktion dazu nicht aus, dann tritt Bindegewebe auf, um das Arterienlumen zu verengern. Die Verengerung des Gefäßlumens führt nun eine Entspannung der Gefäßwand herbei, d. h. die Wandspannung wird kleiner. Dadurch kommt eine verminderte mechanische Beanspruchung der Gefäßwand, insbesondere der Media zustande und diese führt zu einer Inaktivitätsatrophie ihrer Muskeln. Hieraus resultiert eine neue Dehnbarkeitszunahme des Gefäßes, welche neuerdings zu einer Erweiterung des Gefäßes und der damit verknüpften Stromverlangsamung führt, welche nur durch weitere Entwickelung von Bindegewebe ausgeglichen werden kann. Diese theoretischen Ueberlegungen erklären nach Thoma (161) auch die Entstehung der Bindegewebslagen in den Arterien der Amputationsstümpfe und nach Arterienunterbindung. Soweit Thoma's histomechanische Theorie der Bindegewebsentwickelung.

Bei einer genaueren Ueberlegung der Thoma'schen Theorie drängen sich jedem sofort die schwersten Bedenken auf und lassen diese anscheinend so gut fundierte Theorie gänzlich zusammenbrechen. Vor allem fragt man sich: Wenn thatsächlich nach Auf-

hören des Placentarkreislaufes ein relatives Mißverhältnis zwischen Gefäßweite und Blutmenge vorhanden sein sollte, warum ist dann die Stromgeschwindigkeit nur in der Nabelblutbahn vermindert? Die von THOMA angenommene Verminderung der Stromgeschwindigkeit durch Wegfall einer nennenswerten Blutmenge müßte alle Gefäßabschnitte in gleichem Maße betreffen und doch treten morphologische Veränderungen nur in der Nabelblutbahn auf. Und dann! Wie schwer lassen sich in einem verzweigten kontraktilen Röhrensysteme zuverlässige Angaben über die Stromgeschwindigkeit in einem Zweige machen, wofür das Gesamtverhalten des ganzen Gefäßsystemes in Frage kommt. Es muß immer sehr bedenklich erscheinen, eine Theorie auf einen Faktor aufzubauen, über den wir nur schwer, ohne eigens angestellte Versuche überhaupt keine Angaben zu machen in der Lage sind. Aber angenommen, wir könnten auf Grund einer Berechnung zu genügend sicheren Schlüssen über die Verminderung der Stromgeschwindigkeit kommen und es bestünde nach Unterbrechung des Placentarkreislaufes thatsächlich das von THOMA angenommene Mißverhältnis zwischen Gefäßweite und Blutmenge, so müssen wir uns ganz erstaunt fragen, warum dieser Faktor erst im Beginne des dritten Monates zu Veränderungen führt, die selbst im 24. Lebensjahre noch nicht ausgeglichen sind. Sagt doch THOMA ausdrücklich, daß „das Mißverhältnis der Weite der Nabelblutbahn zur Weite ihrer wegsamen Aeste somit auch im 22.—24. Lebensjahre wenigstens in der Aorta abdominalis und der Arteria iliaca in gleicher Weise fortbesteht". Alle Versuche über Blutentziehung und Bluttransfusion haben aber zu dem übereinstimmenden Resultate geführt, daß die experimentell erzeugten Schwankungen der Blutmenge bezw. cirkulierenden Flüssigkeitsmenge in einer überraschend kurzen Zeit wieder ausgeglichen werden. Von wochen- oder gar monatelang bestehenden Aenderungen kann gar nicht die Rede sein; um so weniger kann von einer durch Jahre andauernden Verminderung der Wandspannung der Gefäße nach Unterbrechung des Placentarkreislaufes gesprochen werden.

Die nächste Frage, welche beantwortet werden muß, geht dahin, ob überhaupt durch die Unterbrechung des Placentarkreislaufes das von THOMA angenommene Mißverhältnis eintritt? COHNSTEIN und ZUNTZ (32) haben auf Grund ihrer Versuche festgestellt, daß im Momente der Geburt der größte Teil des Placentarblutes dem Foetus einverleibt wird, wie schon früher von zahlreichen Autoren gefunden worden ist, wofür die diesbezügliche

umfangreiche geburtshilfliche Litteratur die schlagendsten Beweise liefert. Weiterhin geht aus den Versuchen von COHNSTEIN und ZUNTZ unzweifelhaft hervor, daß der Blutdruck nach der Abnabelung zugenommen hat, desgleichen die Stromgeschwindigkeit. Ebenso wenig findet bei der Amputation ein nennenswerter Blutverlust statt, der zu einer Verminderung der Stromgeschwindigkeit führen könnte, weil die Amputationen unter ESMARCH'scher Blutleere vorgenommen werden. Die noch in dem amputierten Gliede zurückbleibende Blutmenge ist vollständig belanglos, weil mit der Absetzung des Gliedes ein großer, sonst von Blut gefüllter Gefäßbezirk in Wegfall kommt. Für die Stromgeschwindigkeit ist unter sonst gleichen Bedingungen nur das relative Verhältnis der Blutmenge zur Gesamtweite der Gefäßbahn maßgebend. Die absolute Blutmenge ist belanglos.

Die Annahme einer Degeneration eines thätigen Muskels, wie sie die THOMA'sche Theorie voraussetzt, dürfte auch nur wenige Anhänger finden, so daß eigentlich sämtliche Grundpfeiler der THOMA'schen Theorie unhaltbar erscheinen. Wir müssen uns deshalb nach einer anderen Erklärung für das Auftreten des Bindegewebes in der Arterienintima umsehen. Dabei wird es gut sein, die Erscheinungen an Gefäßen von Amputationsstümpfen und nach Unterbindungen vorläufig von diesen Betrachtungen auszuschließen, da wir es hier mit pathologischen bezw. reparatorischen Vorgängen zu thun haben, die kaum eine gleiche Beurteilung erfahren dürfen wie die normale Bindegewebsbildung in der Gefäßintima der Nabelblutbahn.

Wenn wir die topographische Verbreitung der Bindegewebsentwickelung in der Arterienintima genauer analysieren, so zeigt sich, daß sich eine solche, wie bereits THOMA gefunden hat, auch in der Carotis, Subclavia, Anonyma sowie Uterina vorfindet, ohne daß pathologische Momente für deren Entstehung verantwortlich gemacht werden können. WESTPHALEN (182), SACK (135) und MEHNERT (108) haben auf THOMA'S Veranlassung diese letztgenannten Gefäße bezüglich ihrer Bindegewebseinlagerung in der Intima näher untersucht und kamen zu dem Ergebnis, daß vom 12. Jahre ab die Bogengefäße, namentlich die Carotis communis, eine Bindegewebseinlagerung aufweisen, die in späteren Jahren an Mächtigkeit erheblich zunimmt und im 32.—42. Lebensjahre ihr Maximum erreicht. Für dieses Verhalten soll nach SACK in erster Linie der von BENEKE (14 u. 16) und THOMA (160) erhobene Befund verantwortlich gemacht werden, daß die Carotis bereits nach dem 10. Lebensjahre ihr

Wachstum einstellt. Es würde deshalb eine elastische Nachwirkung eintreten, welche die Lichtung der Gefäße stärker erweitert, als dies der durchfließenden Menge des Blutes entspricht, so daß bereits unter normalen Verhältnissen eine kompensatorische bindegewebige Verdickung eintreten muß. Aber auch in den Gefäßen des Unterarmes und Unterschenkels hat Sack häufig Bindegewebe in der Intima angetroffen. Ferner hat Westphalen (182) gefunden, daß die Bindegewebslage in der Intima der Arteria uterina und ovarica erst im extrauterinen Leben zur Entwickelung kommt und mit fortschreitendem Alter eine reichliche Verstärkung erfährt. Beim 8-jährigen Mädchen glaubt Westphalen die ersten Bindegewebseinlagerungen, allerdings nicht sicher, gesehen zu haben. Vom 16. Jahre ab findet sich bereits eine mächtige Bindegewebslage vor. Durch das Auftreten des Bindegewebes in früherem Alter stimmt die Arteria uterina mit den Gefäßen der Nabelblutbahn überein. Diese abweichenden Strukturverhältnisse gegenüber den anderen Arterien außerhalb der Nabelblutbahn werden von Westphalen durch die hochgradigen Kongestionszustände, welche bei menstruellen Vorgängen auftreten, erklärt. Diese wechselnden Hyperämien müssen notwendigerweise mit stetigen Aenderungen der Stromgeschwindigkeiten des Blutes verbunden sein. Die während der Kongestion bestehende Vermehrung der Stromgeschwindigkeit macht nachher einer Stromverlangsamung Platz, welch' letztere die Entwickelung des Bindegewebes veranlaßt. Ebenso soll nach der Entleerung des graviden Uterus eine Stromverlangsamung in der Arteria uterina eintreten, die gleichfalls zur Bindegewebsbildung in der Intima führt. Die Bindegewebsentwickelung in der Intima der Arteria uterina und ovarica noch nicht menstruierter Individuen und Kinder wird auf das Wachstum der Eierstocksfollikel zurückgeführt, welche gleichfalls von periodischen Stromverlangsamungen gefolgt sein soll.

Soviel steht aber nach diesen Untersuchungen fest, daß sich die Bindegewebsentwickelung in der Intima durchaus nicht auf die Nabelblutbahn beschränkt und daß zur Durchführung der Thoma'schen Differenzierungshypothese für die Carotis und Arteria uterina zu sehr komplizierten und keineswegs einwandsfreien Hilfshypothesen gegriffen werden muß. Ich glaube, daß auch für die Entstehung des Bindegewebes in der Intima der zuletzt genannten Gefäße ebenso wie für die Gefäße der Nabelblutbahn die Längsspannung derselben verantwortlich gemacht

werden muß. Dafür spricht vor allem die topographische Verbreitung und Intensität seiner Entwickelung sowie das zeitliche Auftreten. Am Gefäßsystem besteht zur Zeit der Geburt nur ein geringer Grad von Längsspannung, der vor allem ziemlich gleichmäßig auf alle Gefäße verteilt ist; mit dem postembryonalen Wachstum wird die Längsspannung der Aorta abdominalis und der von der Teilungsstelle abgehenden Gefäße bedeutend größer als jene der Aorta thoracica descendens. Dementsprechend findet sich auch die stärkste Bindegewebslage in der Aorta abdominalis und iliaca communis. Sie nimmt so lange zu, als das Längenwachstum des Körpers und damit die Vermehrung der Längsspannung anhält. Der Arcus aortae zeigt eine noch geringere Längsspannung als die Aorta thoracica und die aufsteigende Aorta besitzt überhaupt keine nennenswerte Längsspannung. Dementsprechend tritt in dem Arcus die Bindegewebslage relativ spät, in der letzteren überhaupt nicht auf. Das frühzeitige Auftreten der Bindegewebsschicht in der Gegend des Ursprunges der Coeliaca läßt sich dahin deuten, daß gerade diese Stelle der Aorta durch das Luschka'sche Ligamentum phrenico-aorticum an die Wirbelsäule fixiert wird und deshalb hier zuerst gespannt wird. Aus dem gleichen Grunde ist es auch erklärlich, warum die Bindegewebsschicht zuerst in der hinteren Aortenwand auftritt, nämlich weil die Längsdehnung hier ihren unmittelbaren Angriffspunkt hat. Wäre die Thoma'sche Annahme richtig, dann wäre es unmöglich, zu verstehen, weshalb die Stromverlangsamung gerade in der Aorta abdominalis so stark und lange andauernd sein soll, noch weniger, warum sie am Ursprung der Coeliaca und im Bereiche der hinteren Wand der Aorta abdominalis größer sein sollte als an den anderen Teilen des Gefäßes. Was für die Aorta abdominalis gilt, muß natürlich auch für die in der vorderen Bauchwand verlaufende Arteria umbilicalis gelten. Dabei kommt allerdings noch ein Faktor mit in Rechnung, nämlich der Verschluß des Nabels und die damit eintretende Sistierung der Cirkulation. Dadurch hört die funktionelle Beanspruchung der Gefäßwände auf, es muß hier eine echte Inaktivitätsatrophie eintreten, so wie wir sie von allen funktionell nicht beanspruchten Muskeln kennen. Aehnliche Verhältnisse liegen auch bei der Obliteration des Ductus Botalli und wahrscheinlich auch bei den Veränderungen der Gefäße in Amputationsstümpfen und nach Unterbindungen vor. Diese einfache Inaktivitätsatrophie hat nichts mit der von Thoma angenommenen

gemein, welche am thätigen stark kontrahierten Muskel eintreten soll. Die durch bindegewebige Degeneration infolge mangelnder funktioneller Beanspruchung entstandene Bindegewebsschicht wird man nicht gut mit den Bindegewebslagen der mechanisch normal beanspruchten Gefäße identifizieren können. Das Auftreten der Bindegewebslage in der Carotis nach dem 12. Jahre kann uns nicht wundern, denn auch die Carotis zeigt am Erwachsenen eine beträchtliche Längsspannung, welche besonders durch das spätere Längenwachstum des Halses hervorgerufen wird. Ebenso erlangen die anderen vom Aortenbogen entspringenden Gefäße im Laufe des postembryonalen Lebens nicht unbeträchtliche Längsspannungen. Viel merkwürdiger erscheint es dagegen, daß die Arteria femoralis nicht regelmäßig eine Bindegewebsschicht in der Intima aufweist, wie nach dem Ergebnis meiner früheren (49) Untersuchung erwartet werden könnte. Ich habe aber schon damals hervorgehoben, daß ich die Versuchstiere in eine extreme Streckstellung gebracht habe, welche über den physiologischen normalen Längsspannungsgrad keinen Aufschluß geben kann. Dann können auch gerade bei der Arteria femoralis die Ergebnisse vom Hunde nicht ohne weiteres auf den Menschen übertragen werden.

Einer besonderen Erklärung bedarf es, warum die Arteria iliaca externa in ihrer Intima von Bindegewebe frei bleibt. Dieses Gefäß hat entsprechend seinem größeren Astursprungswinkel eine geringere Längsspannung als die Arteria iliaca interna. Was endlich das Auftreten des Bindegewebes in der Arteria uterina und ovarica anbelangt, so sind es wohl die Spannungen, welche mit der Umgestaltung des kindlichen in das weibliche Becken auftreten, die hier in erster Linie in Rücksicht gezogen werden müssen, wofür auch das zeitliche Auftreten spricht. Daß durch wiederholte Graviditäten die mechanische Beanspruchung der Uteringefäße eine weitgehende Steigerung erfährt, bedarf keiner weiteren Ausführung.

Wäre die Thoma'sche Lehre vom differenzierenden Einfluß der Stromverlangsamung richtig, dann müßten sich im venösen Gebiete der Nabelblutbahn genau die gleichen Bindegewebseinlagerungen vorfinden. Auch hier verschließen sich zwei Gefäße, die Vena umbilicalis und der Ductus venosus arantii. Weiterhin ist der fötale Venendruck nach den Untersuchungen von Cohnstein und Zuntz (32) sehr viel höher als nach der Geburt, wo er durch die Aspiration des Thorax zu einem verschwindend kleinen Wert in der Vena cava inferior herabsinkt. Dadurch wird aber die Gefäßwand entspannt und es müßten sich die Folgen der Gefäßwandentspannung in einer

kompensatorischen Bindegewebsentwicklung äußern. Anstatt dessen sind aber die Bindegewebslagen in der Venenintima nur in sehr geringem Umfange entwickelt. Nach Epstein (42) ereignet es sich zuweilen, daß zwischen dem Endothel einerseits und den elastischen Membranen oder der elastisch muskulösen Schicht andererseits eine Bindegewebslage auftritt, welche in Beziehung auf ihre Struktur in allen wesentlichen Punkten mit den Bindegewebsschichten der Aorta descendens übereinstimmt, wie sie zuerst von Langhans (98) beschrieben wurden. Es ist jedoch zu bemerken, daß diese Bindegewebsschicht in anscheinend normalen Venen nur eine sehr geringe Flächenausdehnung besitzt und offenbar einen inkonstanten Befund darstellt. So fand Epstein in der Vena femoralis bei jugendlichen Individuen einzelne Stellen, wo unter dem Endothel eine Bindegewebslage von geringer Flächenausdehnung vorhanden war. Das Fehlen oder die mangelhafte Ausbildung einer Bindegewebsschicht in der Venenintima wird verständlich, wenn man die geringere Längsspannung des Venensystemes in Betracht zieht. Es scheint demnach, als ob die Intensität der Längsspannung einen besonders differenzierenden Einfluß für das Bindegewebe entfalten würde. Wann, und unter welchen besonderen Bedingungen die Längsspannung zur Bildung von elastischem Gewebe, und wann sie zur Entstehung einer Bindegewebsschichte führt, wage ich auch nicht vermutungsweise zu sagen. Immerhin scheint aber die von mir vertretene Hypothese der Differenzierung des intimalen Bindegewebes einfacher zu sein und mit den Thatsachen besser im Einklange zu stehen als die Thoma'sche. Vor allem gestattet sie eine einheitliche Auffassung dieser Bildungen in allen Gefäßen, ohne daß es notwendig wäre, zu komplizierten Hilfshypothesen zu greifen, denen die thatsächlichen Unterlagen durch direkte Beobachtungen zum Teile fehlen, oder schroff widersprechen.

VII. Die Beeinflussung des Durchmesserwachstumes der Gefäße durch die Längsspannung.

In meiner früheren Arbeit (49) hatte ich die Differenz der Längsspannung des Venen- und Arteriensystemes darauf zurückgeführt, daß der Binnendruck das Längenwachstum der Arterien mehr hemmen soll, als das der Venen. Ich glaube die Hypothese noch dahin erweitern zu können, daß umgekehrt die Längsspannung das Durchmesserwachstum des Gefäßes hemmt, wofür eine große Reihe von Beobachtungen spricht.

Beneke (14 u. 15) findet, daß sämtliche großen Gefäße, Pulmonalis, Aorta, Iliaca communis, Subclavia, Carotis communis an Umfang zunehmen, aber diese Umfangszunahme ist keineswegs zu allen Zeiten des Lebens, noch in allen Gefäßen die gleiche, sondern es finden sich sehr charakteristische Abweichungen. So nehmen die Aorta ascendens und Arteria pulmonalis während des Lebens absolut und relativ an Umfang stärker zu als die Arteria iliaca, Subclavia, Carotis, ferner erfährt die Aorta ascendens unmittelbar nach der Geburt eine stärkere Umfangszunahme als die Arteria pulmonalis. Bezieht Beneke die Arterienumfänge auf die Körperlänge, so ergiebt sich ein sehr interessantes Verhalten. Es sind die Lumina der Arterien im Kindesalter relativ weit in Beziehung zur Körperlänge; diese relative Weite erfährt zur Zeit der Pubertät eine Verminderung, um später wieder zuzunehmen. Aus Beneke's (14) Tabelle X geht hervor, daß die Arterienumfänge auf 100 cm Körperlänge mit zunehmendem Alter bis zur Vollendung der Körperentwicklung kleiner werden. Dabei zeigt sich wieder ein sehr typischer Unterschied der einzelnen Gefäße. Die stärkste relative Umfangsabnahme erfährt die Aorta abdominalis, dann folgt die Aorta descendens thoracalis, während die Aorta ascendens und Arteria pulmonalis bis zum zweiten Jahre auch ihr relatives Wachstum steigern. Aus diesem Verhalten geht unzweideutig hervor, daß die relative Umfangsabnahme mit der Intensität der Längsspannung übereinstimmt und daß demgemäß die Längsspannung einen hemmenden Einfluß auf das Durchmesserwachstum des Gefäßes ausübt, denn die Beneke-schen Messungen sind an vollkommen entspannten, aus dem Körper herauspräparierten Arterien vorgenommen worden. Ein weiterer Beleg für die hemmende Einwirkung der Längsspannung auf das Durchmesserwachstum der Gefäße wird durch folgende Thatsache geliefert. Die Aorta ascendens vergrößert ihren Umfang von der Geburt bis zum reifen Mannesalter um 240 Proz., die Aorta thoracica descendens um 185 Proz., die Aorta abdominalis um 146,15 Proz. Da die Blutdruckabnahme innerhalb der Aorta nur eine ganz minimale sein kann, so bleibt angesichts der auffälligen Uebereinstimmung zwischen Längsspannung und Hemmung des Durchmesserwachstums nichts anderes übrig, als diese beiden mit einander in obige Beziehung zu setzen. Auch die relativ größte Enge auf 100 cm Körperlänge des Gefäßsystems zur Zeit der Pubertät spricht für meine Annahme; denn zu diesem Zeitpunkt ist das Längenwachstum relativ am stärksten, infolge dessen ist auch das Durchmesserwachstum

relativ am stärksten gehemmt. Ferner ist die Aorta ascendens und die Arteria pulmonalis zur Zeit der Geburt relativ zur Körperlänge enger als in den ersten vier Jahren. Diese beiden Gefäße werden in ihrem Durchmesserwachstum durch das Fehlen einer nennenswerten Längsspannung nicht gehemmt, ihre relative Enge zur Zeit der Geburt gegenüber den anderen Arterien, welche zu diesem Zeitpunkte ihre relativ größte Weite haben, erklärt sich aus der geringeren mechanischen Beanspruchung dieser Gefäße während des Placentarkreislaufs. Ein sehr eigenartiges Verhalten bietet die Umfangszunahme der Carotis communis dar, welche bis zur Vollendung der körperlichen Entwicklung eine der Längsspannung proportionale Verminderung des Durchmesserwachstums erfährt. Nach Vollendung des Wachstums kommt aber eine nennenswerte Vergrößerung des Durchmessers nicht zustande. Welche Umstände diese totale Hemmung des Durchmesserwachstums herbeiführen, vermag ich nicht anzugeben. Aehnliche Angaben wie Beneke macht auch Nikiforoff (110).

Da nun die Längsspannung nicht an allen Gefäßen gleich groß ist und vom Stamm gegen die Aeste zu kleiner wird, so muß sich, falls meine Anschauung von der Hemmung des Durchmesserwachstums richtig ist, auch das Querschnittsverhältnis zwischen Stamm und Aesten je nach dem Grade der Längsspannung ändern. Auch Thoma (159) hat sich mit dieser Frage näher beschäftigt und gelangt auf Grund seiner schon früher erörterten Annahme über die Bindegewebsbildung zur Erkenntnis, daß das Dickenwachstum der Gefäßwand durch den Blutdruck, das Wachstum der lichten Weite, also das Flächenwachstum, durch die Geschwindigkeit des Blutes beherrscht wird. Auf Grund seiner früheren Messungen (162) kommt Thoma zu dem Resultate, daß unter normalen Verhältnissen die Querschnittsfläche eines Arterienstammes ebenso groß ist, wie die Summe der Querschnittsflächen seiner Verzweigungen. Thoma hat als Beleg für diese Annahme die Beneke'schen Zahlen über die Arterienumfänge auf den Flächeninhalt umgerechnet. Da aber Beneke nur die Umfänge der großen Zweige, Carotiden, Arteriae subclaviae, und Aorta thoracica descendens gemessen hat, so nimmt Thoma ganz willkürlich noch $^1/_{10}$ dieser Gesamtquerschnittsflächen für die kleinen Zweige in Rechnung. Auf Grund dieser Berechnung ergibt sich dann, daß vor dem 20. Lebensjahre die Querschnittsfläche der Aorta ascendens etwas kleiner ist, als die Summe der Querschnittsflächen ihrer Zweige, während im 35. Lebensjahre

das umgekehrte Verhältnis bestehen soll. Beim Neugeborenen ist das Verhältnis des Querschnittes der Aorta ascendens zu dem aller Zweige 27,8 : 47,9 = 0,58; im 20. Jahre 262 : 259,4 = 1,01 und im 60. Lebensjahre 486,6 : 449 = 1,08. Das heißt in Worten, daß der Querschnitt der Aorta ascendens zur Zeit der Geburt ungefähr halb so groß ist als der ihrer Aeste. Dieses Verhalten erklärt THOMA dahin, daß während der Embryonalzeit das Aortensystem von zwei Wurzeln aus gespeist wird, nämlich der Aorta descendens und dem Ductus Botalli, dessen Querschnittsfläche vielleicht die fehlende Hälfte der Astquerschnitte decken würde, so daß eigentlich bereits zur Zeit der Geburt das Aortensystem ein homonom verzweigtes Gefäßsystem vorstellen würde, das heißt der Querschnitt des Stammes ist gleich der Summe der Querschnitte aller Aeste. Nach Sistierung des Placentarkreislaufes tritt nach THOMA die bekannte Störung im Kreislauf ein, es findet eine Stromverlangsamung statt, die diesmal aber die Aorta ascendens rascher wachsen läßt, so daß bereits im zweiten Lebensjahre $^{9}/_{10}$ der Astquerschnittsflächen erreicht werden, im 21.—35. Lebensjahre ist der Querschnitt der Aorta ascendens bereits dem Gesamtquerschnitt der Aeste gleich geworden und übertrifft im 40. Lebensjahre den der Aeste. Was den letzten Punkt anbelangt, so möchte ich denselben keineswegs als bewiesen gelten lassen, denn die THOMA'sche Verhältniszahl schwankt bereits vom 20. bis zum 80. Jahre nicht ganz regelmäßig zwischen 0,96 (26.—30. Jahr) und 1,08 (60.—70. Jahr). Berechne ich aus den THOMA'schen Verhältniszahlen dieser Jahre das Mittel, so erhalte ich 1,02 und es beträgt demgemäß die Abweichung vom Mittel nur ±5,88 Proz. Diesem geringen Werte wird man keine Bedeutung zuerkennen dürfen, weil die kleinen Zweige ganz willkürlich in Rechnung gezogen wurden.

Ebenso wie mit den BENEKE'schen Zahlen für die Aorta ascendens verfährt THOMA mit den Angaben BENEKE's für die Aorta abdominalis und findet hier gerade das Gegenteil von dem Verhalten der Aorta ascendens, indem zur Zeit der Geburt der Querschnitt der Bauchaorta größer ist als jener der Aeste. Im 20. und 21. Lebensjahre herrscht Gleichheit, mit dem 30. Jahre ist der Querschnitt der Aorta abdominalis wieder größer als jener der Aeste, was durch arteriosklerotische Veränderungen der Aorta bedingt sein soll, Aber auch hier scheinen mir die beiden Vergrößerungen des Aortenquerschnittes aus den angeführten Gründen sehr problematisch zu sein.

Das entgegengesetzte Verhalten des Brust- und Bauchabschnittes

der Aorta läßt sich auf Grund der Thoma'schen Lehre schwer verstehen. Nach der Geburt sollen sich zufolge der Kontraktion der Nabelarterien auch die beiden Arteriae iliacae kontrahieren, weshalb die Bauchaorta einen größeren Querschnitt haben soll. Warum aber die Bauchaorta sich nicht auch kontrahiert, um dem Mißverhältnis abzuhelfen, darüber sagt Thoma nichts aus. Es heißt einfach, die Aorta abdominalis ist zu weit und muß deshalb im Wachstum zurückbleiben. In einer anderen Arbeit führen aber Thoma und Fromherz (168) aus, daß die Verzweigungen der Placentararterien eine größere Querschnittsfläche besitzen als der Stamm, und die Autoren stellen dieses Verhalten als ein allgemeines Charakteristikon eines wachsenden Gefäßsystemes hin. Es würde die Aorta abdominalis wieder eine merkwürdige Ausnahmestellung beanspruchen, die sich nach Thoma's Lehre nur sehr gezwungen erklären läßt.

Viel einfacher kommen wir ans Ziel, wenn wir annehmen, daß die nach der Geburt sich allmählich stärker entwickelnde Längsspannung einen hemmenden Einfluß auf das Durchmesserwachstum ausübt. Bei der Geburt ist die Aorta ascendens enger als ihre sämtlichen Aeste, das Wachstum der Gefäße nimmt zu, aber an den Aesten Carotis, Subclavia und Aorta thoracica descendens stellt sich allmählich eine Längsspannung ein, wodurch diese Aeste eine Wachstumshemmung erleiden und ihren Durchmesser langsamer vergrößern, als die von dieser Spannung nicht betroffene Aorta ascendens, welche außerdem auch noch durch den Verschluß des Ductus Botalli eine bedeutend stärkere funktionelle Beanspruchung erfährt als während der Embryonalzeit. Dagegen wird die Aorta abdominalis in ihrem Durchmesserwachstum gleichmäßig steigend gehemmt, während die unter verschiedenen Winkeln abgehenden Gefäße zufolge ihrer geringeren Längsspannung weniger gehemmt werden als die Bauchaorta, wodurch dann der Ausgleich der Querschnittsflächen erfolgt.

Thoma glaubt nun die von ihm aus den Beneke'schen Zahlen abgeleiteten Gesetze vom Verhalten der Aortenquerschnitte und Zweige auf den Lebenden übertragen zu dürfen, weil die Messungen der Gefäßweite an der Froschzunge und Schwimmhaut auch homonome Verzweigungen ergeben haben. Thoma gibt aber selbst zu, daß sich die Gefäßdurchmesser infolge des wechselnden Tonus der Gefäßwand ändern, so daß die Zweigquerschnitte bald größer, bald kleiner sind als der Querschnitt des Stammes. Endgiltig stellt sich eine Erweiterung der Gefäße ein, bei der dann die

Zweigquerschnitte über den des Stammes überwiegen. Dieses Verhalten soll aber nach THOMA bereits pathologisch sein. Ich bin der Meinung, daß die von THOMA aufgeworfene Frage, ob die Verzweigung der Gefäße im Körper eine homonome ist, an tonisch erregten Gefäßen überhaupt nicht entschieden werden kann.

Eine Uebertragung der an aus dem Körper herausgeschnittenen Gefäßen bestehenden Verhältnisse auf die intravitalen halte ich absolut für unstatthaft; es sei denn, daß man das Gefäßsystem in situ unter einem dem mittleren Blutdrucke entsprechenden Druck mit erstarrenden Massen injiziert und dann freipräpariert. Solche Versuche hat THOMÉ (169) ganz neuerdings angestellt. Nach seinen Messungen an einem erwachsenen Hunde soll das Arteriensystem seinen kleinsten Querschnitt keineswegs in der Aorta ascendens haben, sondern in den abgehenden Aesten, weil die Summe sämtlicher Astquerschnitte kleiner ist als der Querschnitt der engsten Stelle der Aorta. Dafür, daß die Aorta nicht den kleinsten Querschnitt im Gesamtgefäßsystem repräsentiert, soll auch eine physiologische Thatsache sprechen, nämlich die, daß die Stromgeschwindigkeit in der Carotis erheblich größer sein soll als in der Aorta. THOMÉ hat bei seiner Untersuchung die Querschnitte von nur 48 Aesten gemessen, während nach ELLENBERGER und BAUM (39) normaler Weise 60—64 Aeste von der Aorta ihren Ursprung nehmen. Es fehlen in der THOMÉ'schen Tabelle folgende Arterien: 1 Coronaria dextra und 1 sinistra, 2—3 Bronchiales posteriores, 2 Oesophageae, 2 Phrenicae, 4 Supra- et infrarenales, 2 Spermaticae internae, 2 Abdominales, 1 Mesenterica inferior und die Sacralis media. THOMÉ vergleicht überdies die zweiten, dritten und vierten Potenzen der Durchmesser mit einander, wobei sich zeigt, „daß die Summe der vierten Potenzen der Durchmesser der Aortenäste nur etwa den 18. Teil der vierten Potenz des Durchmessers der Aorta an der engsten Stelle beträgt, die Summe der dritten Potenzen der Astdurchmesser nur den 5. Teil der dritten Potenz des Aortendurchmessers. Diese Differenzen sind so groß, daß sie unmöglich durch einen zufälligen Befund bei diesem Hunde erklärt werden können".

Nun hat aber die dritte und vierte Potenz des Durchmessers mit dem Flächeninhalt des Kreises gar nichts zu thun. Da ferner mit der Zunahme der Potenzen der Durchmesser die Differenzen viel rascher wachsen als die Potenzexponenten, so könnte natürlich mit Leichtigkeit gefunden werden, daß die Summe der Astquerschnitte einen

verschwindend kleinen Teil des Aortenquerschnittes ausmacht, wenn man nur entsprechend hohe Potenzen der Durchmesser miteinander vergleicht. Berechnet man die thatsächliche Querschnittssumme der 48 von Thomé gemessenen Aeste, dann erhält man 246,561 mm^2, während der Aortenquerschnitt an der engsten Stelle 254,34 mm^2 beträgt. Die thatsächliche Differenz der Thomé'schen Zahlen beträgt 7,779 mm^2, oder die Summe der Gefäßquerschnitte ist um 3,08 Proz. kleiner als der Aortenquerschnitt. Rechnet man noch die Querschnitte der 16 von Thomé nicht gemessenen Gefäße hinzu, dann wird wohl auch die kleine Differenz von 7,779 mm^2 schwinden.

Was weiterhin Thomé's Vergleich der Stromgeschwindigkeiten in der Carotis und Aorta anbelangt, so muß dabei immer in Rechnung gezogen werden, daß die Arbeiten dreier Autoren miteinander kombiniert werden. Dogiel (36) bestimmte an einem Kaninchen die mittlere Blutgeschwindigkeit in der Carotis, Tigerstedt (155) maß an einem anderen Kaninchen das mittlere Secundevolum des Blutes in der Aorta ascendens und endlich hat Hürthle (80) an einem dritten Kaninchen einen Durchmesser von 8 mm gefunden, welchen Thomé für die Berechnung der Stromgeschwindigkeit in der Aorta des zweiten Tieres benutzt. Daß natürlich derartig gewonnenen Belegen immer nur eine sehr geringe Beweiskraft innewohnen kann, braucht wohl nicht näher begründet zu werden. Aber angenommen, es würde durch vollkommen einwandsfreie Versuche ein gleiches Resultat erzielt, dann würde der Umstand, daß die Stromgeschwindigkeit in der Aorta kleiner ist als jene in der Carotis, noch immer nicht den Schluß gestatten, daß der Aortenquerschnitt größer ist als die Summe sämtlicher Astquerschnitte. Aus der Stromgeschwindigkeit im Stamme und einem Aste eines verzweigten Gefäßsystemes kann man unmöglich etwas über das Verhältnis der Summe der Astquerschnitte zu dem Stamme aussagen, denn eine ganz elementare Rechnung, wie sie bereits von Thoma (159) angestellt worden ist, lehrt, daß in einem homonom verzweigten Rohre in dem einen Aste die Stromgeschwindigkeit um so viel größer wie im Stamme sein kann, als sie im anderen Aste kleiner ist wie im Stammgefäße; trotzdem ist der Gesamtquerschnitt der Aeste gleich dem des Stammes, sonst wäre es ja keine homonome Verzweigung. Die Thomé'sche Arbeit kann uns also nicht im geringsten zu der Annahme bewegen, daß die Aorta einen größeren Querschnitt besitze als die Summe ihrer Astquerschnitte.

VIII. Die Längsspannung des Gefäßsystemes in ihrer Beziehung zur Arteriosklerose und Aneurysmabildung.

Die Litteraturstudien zu den vorstehenden Kapiteln haben mich zu der Anschauung geführt, daß zwischen den Erscheinungsformen der Arteriosklerose sowie des Aneurysmas eine innige Beziehung zur Längsspannung des Gefäßsystemes besteht. Ich glaube, daß es einzig und allein von dem Grade der Längsspannung abhängt, ob sich eine diffuse oder nodöse Arteriosklerose ausbildet und daß beide nur zwei verschiedene Erscheinungsformen einer einheitlichen Erkrankung darstellen, die einzig durch die Lokalisation des Prozesses bedingt werden. Für unsere Betrachtungen ist es ganz gleichgiltig, welchen Standpunkt man bezüglich der Aetiologie der Arteriosklerose vertreten mag. VIRCHOW (178), LANGHANS (98), KOESTER (89—91), FRIEDLÄNDER (46), HEUBNER (77) und andere nehmen an, daß die Ursachen für die Entstehung der Erkrankung in einem auf die Gefäßwand ausgeübten Reiz besteht. Dieser Reiz sei in manchen Fällen gegeben durch den Einfluß des Blutes auf den Grund kleiner Substanzverluste, welche an der Innenfläche der Arterien gelegentlich durch fettige Degeneration der Endothelzellen entstehen. THOMA und seine Schüler sehen die Arteriosklerose als eine Systemerkrankung an, welche in erster Linie die Muscularis der Gefäße trifft und die eine größere Dehnbarkeit der Muscularis sowie der ganzen Gefäßwand herbeiführt. Sei dem, wie es wolle, immerhin besteht eine ganz auffallende Erscheinung darin, daß nach THOMA (162—166), MEHNERT (108) und SACK (135) die nodöse Arteriosklerose sich hauptsächlich und am stärksten in der Aorta und deren Aesten erster Ordnung vorfindet, während die diffuse Arteriosklerose am häufigsten in den peripheren Gefäßgebieten auftritt, so in den Gefäßen der unteren Extremitäten, des Gehirnes. Die Lokalisation der Arteriosklerosis nodosa wird von THOMA mit der Intensität der Blutwelle in Zusammenhang gebracht, während die Lokalisation der diffusen Arteriosklerose mit den veränderten Cirkulationsbedingungen und passiven Dehnungen der Gefäße zusammenhängen soll. Soviel geht aber aus allen Untersuchungen hervor, daß die bei der Arteriosklerose zuerst auftretenden Bindegewebswucherungen den Ausdruck einer mechanischen Ueberbeanspruchung der Gefäßwand darstellen, womit die Gefäßwand auf die abnormen Dehnungen reagiert.

Diese Dehnungen, seien sie nun durch den Blutdruck, durch Stauungen oder durch mechanischen Zug von außen bedingt, werden

an weniger längsgespannten Gefäßen größere und vor allen Dingen gleichmäßigere Ueberdehnungen der Gefäße hervorbringen. Ist dagegen die Längsspannung eines Gefäßes schon normaliter so groß, daß eine physiologische Bindegewebslage in der Intima auftritt, dann wird die Schädigung, das heißt die Ueberdehnung nur an den Orten ihrer stärksten Intensität sich besonders bemerkbar machen können, z. B. an den Ursprüngen der abzweigenden Gefäße, wofür auch die Befunde von Thoma sprechen. Dadurch entstehen scharf umschriebene lokale Erkrankungsherde, wie es bei der Arteriosclerosis nodosa thatsächlich der Fall ist. Daß natürlich die Höhe der Pulswelle hier auch mitspielt, kann nicht in Abrede gestellt werden, sie wird aber in einem schon gespannten Gefäß auch an einzelnen Stellen stärker dehnend wirken, als an anderen Stellen. Findet z. B. eine Stauung in einem peripheren Gefäße statt, das eine kleine Längsspannung hat, so wird hier die Gefäßwand auf große Strecken hin einem gleichmäßig starken Zuge in tangentialer und axialer Richtung ausgesetzt, worauf das Gefäß mit einer gleichmäßig diffusen Bindegewebsneubildung anwortet. Dabei zeigt sich aber nach Thoma, daß auch bei solchen Gefäßen die Teilungsstellen besonders stark erkranken. Diese Stauungen beziehungsweise Druckzunahmen, welche am peripheren Gefäß eine bedeutende Mehrbeanspruchung der Gefäßwand herbeiführen, können bei stark längsgespannten Gefäßen noch weit unter der herrschenden Längsspannung liegen, weshalb sie in diesen Gefäßen keine Dehnung der Wand hervorzurufen vermögen. Höchstens kommt es zu einer vermehrten Dehnung in tangentialer Richtung, die aber an einem längsgespannten Gefäße kleiner ist als an einem nicht oder weniger längsgespannten.

Genau so wie die Arteriosklerose verhält sich auch die Phlebosklerose, indem die Phlebosclerosis nodosa sich vorzugsweise in den am stärksten längsgespannten Venen lokalisiert, während die Phlebosclerosis diffusa alle Venen, namentlich aber die peripheren Aeste betrifft, insbesondere die Venen der Extremitäten, wo zu reichlicher Stauung und dadurch entstandener mechanisch funktioneller Mehrbeanspruchung der Venenwand häufig Gelegenheit geboten ist. Meine Anschauung über die Entstehung des Bindegewebes bei der Arteriosklerose weicht insofern von derjenigen Thoma's ab, als ich die Bindegewebsbildung als direkte Folge der gesteigerten mechanischen Ansprüche an die Gefäßwand ansehe, während nach Thoma das Bindegewebe eine kompensatorische Bedeutung hat, nämlich die in den erweiterten Gefäßen verlangsamte Strom-

geschwindigkeit auf die Norm zurückzuführen, also durch die Verminderung der Stromgeschwindigkeit entstanden sein soll.

Auch für die Lokalisation der Aneurysmen scheint die Längsspannung der Gefäße von großer Bedeutung zu sein, denn eine jede Erweiterung eines elastischen Rohres beansprucht eine um so größere Kraft, je stärker längsgespannt dasselbe ist. Wirkt nun eine dehnende Kraft, welche eine lokale Erweiterung der Arterien herbeizuführen vermag, so kann sie eine solche viel eher an einem weniger längsgespannten Gefäßabschnitt hervorbringen als an einem stark längsgespannten. Entsprechend der geringen Längsspannung finden sich die meisten Aneurysmen an der Aorta ascendens, dann am Bogen und den davon entspringenden Gefäßen, während ihre Häufigkeit in den stärker gespannten Gefäßen sehr bedeutend abnimmt. Sie treten dann erst wieder häufiger in den peripheren Gefäßen als verschieden geformte Erweiterungen auf, weil hier wiederum die Längsspannung fehlt oder sehr klein ist. Bisher hat man für die Lokalisation der Aneurysmen immer nur die Stärke des Pulses und die Höhe des Blutdruckes, sowie traumatische lokale Einwirkungen in Rechnung gezogen. Diese Momente scheinen aber nicht die einzig maßgebenden Faktoren zu sein, sie treten gegenüber dem Einfluß der Längsspannung wesentlich zurück. Weder die Pulswelle noch der Blutdruck hat auf dem Wege von der Aorta ascendens bis in die Aorta descendens eine solche Veränderung erfahren, daß diese beiden Momente die verschiedene Häufigkeit der Aneurysmen in den beiden Aortenabschnitten zu erklären vermöchten; dagegen bietet das Verhalten der Längsspannung in den beiden Gefäßabschnitten ein hinreichendes Verständnis für die Beobachtungsthatsachen.

Daß die Längsspannung auch auf die Form der Aneurysmen Einfluß hat, ist leicht einzusehen. Es wird deshalb das totale, den ganzen Gefäßumfang umgreifende Aneurysma an einem stark längsgespannten Gefäße spindelförmig sein müssen, während an den schwach oder nicht gespannten Gefäßen mehr kugel- oder eiförmige Formen auftreten werden. Für die lokalen Ausstülpungen einer einzelnen umschriebenen Gefäßwandstelle ist die Längsspannung nur insofern von Bedeutung, als solche Ausstülpungen an stärker gespannten Gefäßen seltener vorkommen werden. Hat sich aber einmal eine solche lokale Ausstülpung von bestimmter Größe entwickelt, dann wird ihre weitere Formveränderung von der Längsspannung des Stammes nicht mehr wesentlich beeinflußt.

Somit finden wir, daß die Lehre von der funktionellen

Selbstgestaltung auch für die Pathologie von großer Bedeutung ist, worauf bereits Roux (131) ausführlich hingewiesen hat. Meine Untersuchungen haben einen neuen Faktor, den Einfluß der Längsspannung für die Lokalisation und Erscheinungsform der Arteriosklerose und Aneurysmen kurz hervorgehoben, der vielleicht auch noch bei anderen pathologischen Prozessen am Gefäßsystem von Bedeutung sein dürfte.

IX. Bemerkung über die funktionelle Struktur der Knochen des Schädeldaches.

Ich glaube, daß aus ganz analogen Gründen wie das elastische Gitterwerk in den Venensinus auch die Diploestruktur der Knochen des Schädeldaches zustande kommt und daß das Fehlen einer Markhöhle nur der Ausdruck der funktionellen Beanspruchung ist. Die Diploestruktur bietet gar kein anderes Bild dar als die Summe der Spannungstrajektorien eines kuppelförmigen Gewölbes. Es findet sich keine neutrale Zone. Eine solche könnte eigentlich nur für die der inneren und äußeren Grenzfläche der Kuppel parallelen, konzentrisch von außen nach innen einander folgenden Spannungsflächen bestehen, weil die eine Grenzfläche auf Druck, die andere wesentlich auf Zug beansprucht ist. Beim Schädeldach wäre die innere Grenzfläche auf Druck, die äußere auf Zug beansprucht, da wir uns vorstellen, daß der Schädelinhalt durch seinen Druck der formbestimmende Faktor sei. Zwischen den beiden Arten von Spannungsflächen muß es eine neutrale Zone geben, wo die mechanische Beanspruchung Null ist, das heißt weder Zug noch Druck herrscht. Dementsprechend haben wir auch die Entstehung der Lamina externa und interna der Schädelknochen zu deuten, sie sind die Orte des stärksten Zuges und Druckes und werden somit von den stärksten funktionellen Reizen getroffen, was eben die besonders mächtige Knochenbildung bewirkt, genau so wie bei der Substantia compacta der Röhrenknochen. Da wir uns weiter der Einfachheit halber vorstellen, daß der vom Schädelinhalt auf seine knöcherne Wandung ausgeübte Druck vom Mittelpunkt der Schädelhöhle radienförmig nach allen Seiten wirkt, so werden die konzentrischen Spannungsflächen wieder von neuen Drucktrajektorien gekreuzt, die auf jeder Tangente der Kreisbögen senkrecht stehen müssen. So findet sich also kein Ort zwischen äußerer und innerer Grenzfläche, der gänzlich frei von mechanischer Beanspruchung wäre; wir müssen deshalb überall Spon-

giosa antreffen. Wäre das Schädeldach eine genaue halbkugelförmige Kuppel, dann müßte in den Knochen eine mittlere Zone vorhanden sein, die nur radiäre Spongiosabälkchen enthielte. Da aber das Schädeldach eine unregelmäßige Kuppel von mehr ellipsoidem Querschnitt darstellt, so werden die mittleren Schichten des Knochens außer den radiären immer noch andere Druck- und Zugtrajektorien und diesen entsprechende Spongiosabälkchen enthalten müssen, wodurch die thatsächliche Anordnung mit dichterem äußeren und inneren Knochenblatte und einer weitmaschigeren mittleren Spongiosa zustande kommen muß. Bisher hat man es vielfach als ein Charakteristikon der bindegewebig vorgebildeten, sogenannten Belegknochen angesehen, daß diesen eine Markhöhle fehlt und dieses Verhalten mit der bindegewebigen Anlage in ursächlichen Zusammenhang gebracht. Ich glaube aber, daß die bindegewebige oder knorpelige Anlage eines Knochens für die Existenz oder Nichtexistenz eines centralen Markraumes vollständig bedeutungslos ist, sie hängt einzig und allein von der Richtung der mechanischen Beanspruchung der Knochensubstanz ab. Wären die Knochen des Schädeldaches knorpelig vorgebildet, so müßten sie aus rein mechanisch funktionellen Gründen die gleiche Diploestruktur aufweisen wie die bindegewebig angelegten Belegknochen. Somit ist die Diploebildung kein Charakteristikon eines bindegewebig vorgebildeten Knochens.

X. Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung.

1. Das Arterienlumen kann durch die Kontraktion der arteriellen Gefäßmuskeln verengt werden, dagegen ist die Längsmuskulatur der Arterien nicht imstande, eine wesentliche Erweiterung oder Verkürzung des Gefäßes herbeizuführen.

2) Die Venenmuskulatur ist nicht imstande, durch ihre Kontraktion eine Verengerung oder Verkürzung der Venen herbeizuführen.

3) Das Vorhandensein von glatter Muskulatur in einem Organe gestattet keinen Schluß auf eine aktive Verkürzungsfähigkeit desselben.

4) Auch an den großen Arterien (Aorta, Carotis u. s. w.) kann ein Gefäßtonus nachgewiesen werden.

5) Die Venen zeigen keine Erscheinungen einer tonischen Erregung ihrer Wandmuskeln.

6) Auf elektrische Reizung der Nerven zeigen nur die Arterien eine aktive Verengerung, an den Venen ist keine solche zu erkennen, weshalb wir zur Annahme venomotorischer Nerven nicht berechtigt sind.

7) Das Venenlumen kann sich nur passiv ändern, weshalb wir nicht von einer aktiven venösen Hyperämie zu sprechen berechtigt sind.

8) Für das Zustandekommen der Luftembolie ist ein passives Offenstehen des Venenlumens notwendig.

9) Auch an der Gefäßmuskulatur ist die Totenstarre nachweisbar.

10) Der spezielle histologische Bau der Gefäßwand entspricht in seinen feinsten Einzelnheiten der funktionellen Beanspruchung.

11) Die topographische Verbreitung und Stärke der Ausbildung der Gefäßmuskulatur läßt eine Uebereinstimmung mit der Stärke der pulsatorischen Dehnung erkennen.

12) Die topographische Verbreitung und Stärke der Ausbildung der elastischen Gefäßbestandteile und der intimalen Bindegewebsschicht zeigen eine Uebereinstimmung mit der Intensität der Längsspannung.

13) Periodische Dehnung scheint die Differenzierung von glatten Muskeln herbeizuführen, während konstanter Zug die Differenzierung von elastischem und kollagenem Bindegewebe zu veranlassen scheint.

14) Für die Erhaltung der glatten Muskulatur ist eine aktive Verkürzung nicht nötig. Die Atrophie und Degeneration bleibt aus, wenn nur eine durch die mechanische Beanspruchung hervorgebrachte Spannungsvermehrung (Isometrie) oder passive Verlängerung eintritt.

15) Die Spannung des Gefäßes in tangentialer Richtung hemmt das Längenwachstum des Gefäßes, die Längsspannung hingegen das Durchmesserwachstum.

16) Einseitige mechanische Beanspruchung bildet eine Wachstumshemmung senkrecht zur Beanspruchungsrichtung.

17) Die Lokalisation und Erscheinungsform der Arteriosklerose und Aneurysmen wird wesentlich durch die Längsspannung des Gefäßsystemes beeinflußt.

18) Die Arteriosklerosis diffusa lokalisiert sich in den am schwächsten längsgespannten, die Arteriosklerosis nodosa in den am stärksten längsgespannten Gefäßen. Die Aneurysmen sind am häufigsten in den am schwächsten längsgespannten Gefäßen.

19) Das Fehlen einer Markhöhle in den Knochen des Schädeldaches ist eine funktionell begründete Struktur. Es ist somit das Fehlen einer Markhöhle kein Charakteristikon der bindegewebig vorgebildeten Knochen.

Erlangen, Ende Mai 1902.

Litteraturverzeichnis.

1) v. Anrep, R. und Cybulski, N., Zur Physiologie der gefäßerweiternden und gefäßverengernden Nerven. St. Petersb. med. Wochenschr., 1884.
2) Balin, J.. Ueber das Verhalten der Blutgefäße im Uterus nach stattgehabter Geburt. Arch. f. Gynäkol., Bd. 15, 1880.
3) Bankroft, F. W., The venomotor nerves of the hind limb. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 1, 1898.
4) Barbieri, N. A., L'innervation des artères et des capillaires. Comptes rendus Soc. de Biol., 27 févr. 1897.
5) Bardeleben, K., Ueber den Bau der Venenwandung. Sitz.-Ber. d. Jenaischen Gesellsch. f. Med. u. Naturwissensch. 1877, Sitz. v. 20. Juli 1877.
6) — Ueber Venenelasticität. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch., Bd. 12, 1878.
7) — Ueber den Bau der Arterienwand. Sitz.-Ber. d. Jenaischen Gesellsch. f. Med. u. Naturwissensch. 1878. Sitz. v. 10. Mai 1878.
8) — Das Klappendistanzgesetz. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch., Bd. 14, 1880.
9) Bayliss, W. M., The reaction of blood vessels to alterations of internal pressure. Proceed. Physiol. Soc., March 16, 1901, Journ. of Physiol., Vol. 26, 1900—1901.
10) — and Starling, E. H., Observations on venous pressure and their relationship to capillary pressure. Journ. of Physiol., Vol. 16, 1894.
11) — and Starling, E. H., On the origin from the spinal cord of the vasoconstrictor nerves of the portal vein. Journ. of Physiol., Vol. 17, 1894/95.
12) Beale, L. S., On the structure and formation of the so-called apolar, unipolar and bipolar nervecells of the frog. Philos. Trans. of the Royal Soc. of London, P. 1, 1863.
13) Beer, Th., Bethe, A., v. Uexküll, J., Vorschlag zu einer objektiven Nomenklatur in der Physiologie des Nervensystems. Centralbl. f. Physiol., Bd. 13, 1899.
14) Beneke, F. W., Die anatomischen Grundlagen der Constitutionsanomalien des Menschen. Marburg 1878.
15) — Ueber das Wachstumsverhältnis des Herzens und der großen arteriellen Gefäßstämme. Sitz.-Ber. d. Gesellsch. z. Beförd. d. ges. Naturwissensch. z. Marburg, 1878.
16) — Ueber die Weite der Arteriae iliacae communes, Subclaviae und Carotis communis in den verschiedenen Lebensaltern. Schriften d. Gesellsch. z. Beförd. d. ges. Naturwissensch. z. Marburg, Bd. 2, Suppl. 3, citiert nach Mehnert, No. 108.

17) Berladsky, Étude histologique sur la structure des artères. Thèse, Paris 1878, citiert nach Westphalen, No. 182.
18) Bernard, Claude, Leçons sur la chaleur animale sur les effets de la chaleur et sur la fièvre. Paris 1876.
19) Bernstein, J., Ueber die Beziehungen zwischen Contraction und Starre des Muskels. (2. Teil nach Versuchen von J. Klingenthal und B. Morgen). Untersuchungen aus d. physiol. Institut d. Universität Halle, Heft 2, Halle a. S. 1890.
20) Biedermann, W., Beiträge zur allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie. 14. Mitteil. Ueber das Herz von Helix pomatia. Sitz.-Ber. d. k. Akademie d. Wissensch. z. Wien, math.-naturw. Cl., Bd. 89, Abt. 3, 1884.
21) — Zur Physiologie der glatten Muskeln. Nach gemeinschaftl. mit Dr. M. Simchowitz angestellten Versuchen. Arch. f. d. ges. Physiolog. d. Menschen u. d. Tiere (Pflüger), Bd. 45, 1889.
22) — Elektrophysiologie, Jena 1895.
23) Biedl, A., Ueber experimentell erzeugte Aenderungen der Gefäßweite. Fragmente a. d. Gebiete d. experim. Pathol., herausgegeben von S. Stricker, Bd. 1, 1894.
24) Bierfreund, M., Untersuchungen über die Todtenstarre. Arch. f. d. ges. Physiol. d. Menschen u. d. Tiere, Bd. 43, 1888.
25) du Bois-Reymond, E., De fibrae muscularis reactione ut chemicis visa est acida. Berolinae 1859.
26) — Ueber die angeblich saure Reaktion des Muskelfleisches. Monatsber. d. Berl. Akad. d. Wissensch., 1859.
27) Bonhöffer, K., Ueber einige Eigenschaften dünn- und dickfaseriger Muskeln bei Amphibien. Arch. d. ges. Physiol. d. Menschen u. d. Tiere, Bd. 47, 1890.
28) Bresgen, M., Ueber die Muskulatur der größeren Arterien, insbesondere ihrer Tunica adventitia. Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. u. f. klin. Med. (Virchow), Bd. 65, 1875.
29) Cavazzani, E., u. Manca, G., citiert nach Knoll, No. 86.
30) Clavier, Essai sur la structure de quelques artères viscerales. Thèse, Paris 1876, citiert nach Westphalen, No. 182.
31) Cohnheim, J., Ueber Entzündung und Eiterung. Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. u. f. klin. Med., Bd. 40, 1867.
32) Cohnstein, J. u. Zuntz, N., Untersuchungen über das Blut, den Kreislauf und die Atmung beim Säugetierfoetus. Arch. f. d. ges. Physiol. d. Menschen u. d. Tiere, Bd. 34, 1884.
33) Disselhorst, R., Der Harnleiter der Wirbeltiere. Anat. Hefte, Heft 11, (Bd. 4, Heft 1), 1894.
34) Dogiel, A., Zur Kenntnis der Nerven des Ureters. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 15, 1878.
35) Dogiel, A. S., Die sensiblen Nervenendigungen im Herzen und in den Blutgefäßen der Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 52 1898.
36) Dogiel, J., Die Ausmessung der strömenden Blutvolumina. Ber. d. k. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. z. Leipzig, Bd. 19, 1867.

37) Eberth, C. J., Blutgefäße in Stricker's Handbuch der Gewebelehre, Bd. 1, Leipzig 1871.
38) v. Ebner, V., Ueber den Bau der Aortenwand, besonders der Muskelhaut derselben. Unters. a. d. Instit. f. Physiol. u. Histol. in Graz, herausgeg. v. A. Rollet, 1870.
39) Ellenberger, W. u. Baum, H., Anatomie des Hundes. Berlin 1891.
40) Engelmann, Th. W., Zur Physiologie des Ureters. Arch. d. ges. Physiol. d. Menschen u. d. Tiere, Bd. 2, 1869.
41) — Der Bulbus Aortae des Froschherzens. Physiologisch untersucht in Gemeinschaft mit J. Hartog u. J. J. Verhoeff. Arch. f. d. ges. Physiol. d. Menschen u. d. Tiere, Bd. 29, 1882.
42) Epstein, S., Ueber die Struktur normaler und ektatischer Venen. Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. u. f. klin. Med., Bd. 108, 1887.
43) Eulenberg, A., De tela elastica. Dissert. inaug. Berolinae, 1836.
44) Exner, S., Ueber lumenerweiternde Muskel. Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wissensch. z. Wien, math.-naturw. Cl., Bd. 75, Abt. 3, 1877.
45) Fick, A., Beiträge zur vergleichenden Physiologie der irritablen Substanzen, Braunschweig 1863.
46) Friedländer, C., Ueber Arteriitis obliterans. Centralbl. d. med. Wissensch., Bd. 14, 1876.
47) Fuchs, R. F., Die Längsspannung der Aorta. Centralbl. f. Physiol., Bd. 12, 1898.
48) — Zur Regulierung der Blutcirkulation im Gehirn. Sitz.-Ber. d. deutsch. naturw.-med. Ver. f. Böhmen „Lotos", N. F. Bd. 19, 1899.
49) — Zur Physiologie und Wachstumsmechanik des Blutgefäßsystemes. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiolog. Abt., 1900.
50) — Ueber Todtenstarre am Herzen, Herztonus und funktionelle muskuläre Insufficienz der Atrioventricularklappen. Zeitschr. f. Heilk., Bd. 21, N. F. Bd. 1, 1900.
51) — Ein Beitrag zur Frage nach dem Entstehungsorte der bactericiden Substanzen des Blutes. Sitz.-Ber. d. physikal.-med. Societät i. Erlangen, Heft 33, 1901.
52) Gad, J., Einige Grundgesetze des Energieumsatzes im thätigen Muskel. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1894.
53) — u. Heymans, J. F., Ueber den Einfluß der Temperatur auf die Leistungsfähigkeit der Muskelsubstanz. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1890, Suppl.
54) Geberg, A., Ueber die Nerven der Iris und des Ciliarkörpers bei Vögeln. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Histol., Bd. 1, 1884.
55) Gegenbaur, C., Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Leipzig 1883.
56) Gimbert, Mémoire sur la structure et la texture des artères. Journ. de l'anatomie et de la Physiol. (Robin), Année 2, 1865, citiert nach Westphalen, No. 182.
57) Golubew, A., Beitrag zur Kenntnis des Baues und der Entwickelungsgeschichte der Kapillargefäße des Frosches. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 5, 1869.

58) Goltz, Fr., Beweis, daß die Contraction der Venen vom cerebrospinalen Nervensystem aus beeinflußt wird. Centralbl. d. med. Wissensch., Bd. 1, 1863.
59) — Vagus und Herz. Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. u. f. klin. Med., Bd. 26, 1863.
60) — Ueber den Einfluß des Centralnervensystems auf die Blutbewegung. Ebenda, Bd. 28, 1863.
61) — Ueber gefäßerweiternde Nerven. Arch. f. d. ges. Physiol. d. Menschen u. d. Tiere, Bd. 9, 1874.
62) Gottwalt, E., Der normale Venenpuls. Archiv. f. d. ges. Physiol. d. Menschen u. d. Tiere, Bd. 25, 1881.
63) Gruenhagen, A., Das Thermotonometer. Arch. f. d. ges. Physiol. d. Menschen u. d. Tiere, Bd. 33, 1884.
64) — Ueber die Einwirkung der Temperatur auf die Gefäßwand. Centralbl. f. Physiol., Bd. 6, 1892.
65) — -Samkowy, Ueber das Verhalten isolierter glatter Muskeln bei elektrischer Reizung. Nachwort zu Vorstehendem von A. Gruenhagen. Arch. f. d. ges. Physiol. d. Menschen u. d. Tiere, Bd. 10, 1875.
66) Grünstein, N., Ueber den Bau der größeren menschlichen Arterien in verschiedenen Altersstufen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 47, 1896.
67) Grützner, P., Ueber physiologische Verschiedenheiten der Skelettmuskel. Bresl. ärztl. Zeitschr., 1883.
68) — Zur Physiologie und Histologie der Skelettmuskel. Ebenda 1883.
69) — Zur Anatomie und Physiologie der quergestreiften Muskel. Recueil zoologique suisse, T. 1, 1884.
70) Guy, Hospital Reports, Vol. 3, 4, 1838 u. 1839, citiert nach Vierordt, No. 177.
71) Hammarsten, O., Lehrbuch der physiologischen Chemie. Wiesbaden 1891.
72) Heidenhain, R., Mechanische Leistung, Wärmeentwickelung und Stoffumsatz bei der Muskelthätigkeit. Leipzig 1864.
73) — Todtenstarre glatter Muskeln. Studien d. physiol. Instit. zu Breslau, Heft 1, Leipzig 1861.
74) Hellwig, G., De musculis laevibus. Dissertatio inaug. Vratislaviae 1861.
75) Henle, J., Handbuch der systematischen Anatomie, Bd. 3, 1. Gefäßlehre. Braunschweig 1868.
76) Hering, H. E., Zur Fachsprache des Physiologen. Arch. f. d. ges. Physiol. d. Menschen u. d. Tiere, Bd. 89, 1902.
77) Heubner, O., Die luetischen Erkrankungen der Hirnarterien. Leipzig 1874.
78) Hill, L. and Barnard, H., The influence of the force of gravity on the circulation Part 2. Journ. of Physiol., Vol. 21, 1897.
79) His, W., Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbeltierleibes. Die erste Entwickelung des Hühnchens im Ei. Leipzig 1868.

79a) His, W., Beobachtungen über den Bau des Säugetier-Eierstockes. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 1, 1865.
80) Hürthle, K., Ueber den Widerstand der Blutbahn. Deutsche med. Wochenschrift, 1890.
81) Jegorow, J., Zur Lehre von der Innervation der Blutgefäße. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1892, Suppl.
82) Kendall, A. J. u. Luchsinger, B., Zur Innervation der Gefäße. Arch. f. d. ges. Physiol. d. Menschen u. d. Tiere, Bd. 13, 1876.
83) Klemensiewicz, R., Experimentelle Beiträge zur Kenntnis des normalen und pathologischen Blutstromes. Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wissensch. zu Wien, Math.-naturw. Kl., Bd. 94, Abt. 3, 1886.
84) Knoll, Ph., Beiträge zur Lehre von der Blutbewegung in den Venen. 1. Mitt. Ueber Venenpuls. Arch. f. d. ges. Physiol. d. Menschen u. d. Tiere, Bd. 72, 1898.
85) — 2. Mitt. Ueber wellenförmige Blutdruckschwankungen im Venensystem. Ebenda, Bd. 72, 1898.
86) — 3. Mitt. Die Wechselbeziehungen zwischen den Druckverhältnissen in den Arterien und Venen des großen Kreislaufes. Ebenda, Bd. 73, 1898.
87) v. Koelliker, A., Handbuch der Gewebelehre des Menschen. Leipzig 1867.
88) Koeppe, H., Muskel und Klappen in den Wurzeln der Pfortader. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1890.
89) Koester, Ueber die Entstehung der spontanen Aneurysmen und die chronische Mesarteriitis. Sitz.-Ber. d. niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilk. Bonn, 19. Jan. 1875.
90) — Ueber die Struktur der Gefäßwand und die Entzündung der Venen. Ebenda, 15. März 1875.
91) — Ueber Endarteriitis und Arteriitis. Ebenda, 20. Dez. 1875. Sämtlich citiert nach Thoma, No. 162.
92) Krause, E., citiert nach Kussmaul, No. 94.
93) Krause, W., Handbuch der menschlichen Anatomie, Bd. 1, Hannover 1876.
94) Kussmaul, A., Ueber die Totenstarre und die ihr nahe verwandten Zustände von Muskelstarre mit besonderer Rücksicht auf die Staatsarzneikunde. Vierteljahrschr. f. prakt. Heilk., herausgeg. v. d. med. Facultät in Prag, Bd. 13, 1856, II.
95) Kühne, W., Lehrbuch der physiologischen Chemie. Leipzig 1866.
96) v. Langer, C., Lehrbuch der systematischen und topographischen Anatomie. 4. Aufl. bearb. v. C. Toldt. Wien 1890.
97) — Zur Anatomie der fötalen Kreislaufsorgane. Zeitschr. d. k. k. Gesellsch. d. Aerzte zu Wien, Jahrg. 13, 1857.
98) Langhans, Th., Beitrag zur normalen und pathologischen Anatomie der Arterien. Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. u. f. klin. Med., Bd. 36, 1866.
99) Luchsinger, B., Von den Venenherzen in der Flughaut der Fledermäuse. Ein Beitrag zur Lehre von dem peripheren Gefäßtonus.

1. Mitt. Arch. f. d. ges. Physiol. d. Menschen u. d. Tiere, Bd. 26, 1881.

100) Ludwig, J. M. u. Luchsinger, B., Zur Physiologie des Herzens. Arch. f. d. ges. Physiol. d. Menschen u. d. Tiere, Bd. 25, 1881.

101) Luck, A., Ueber Elasticitätsverhältnisse gesunder und kranker Arterienwände. Inaug.-Diss., Dorpat 1889.

102) Mall, F. P., Die motorischen Nerven der Portalvene. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1890, Suppl.

103) — Der Einfluß des Systems der Vena portae auf die Verteilung des Blutes. Ebenda, 1892.

104) Mall, F., Blut- und Lymphwege des Dünndarmes des Hundes. Leipzig 1888.

105) Mayer, S., Studien zur Physiologie des Herzens und der Blutgefäße. 5. Abh. Ueber spontane Blutdruckschwankungen. Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wissenschaften zu Wien, Math.-naturw. Klasse, Bd. 74, Abt. 3, 1876.

106) — Studien zur Histologie und Physiologie des Blutgefäßsystems. 2. vorl. Mitt. Ebenda, Bd. 93, Abt. 3, 1886.

107) Meier, R., Die Ganglien in den harnabführenden Wegen des Menschen und einiger Tiere. Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. u. f. klin. Med., Bd. 82, 1881.

108) Mehnert, E., Ueber die topographische Verbreitung der Angiosklerose nebst Beiträgen zur Kenntnis des normalen Baues der Aeste des Aortenbogens und einiger Venenstämme. Inaug.-Diss., Dorpat 1888.

109) Morpurgo, B., Ueber die Entwickelung der Arterienwand. Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wissenschaften zu Wien, Math.-naturw. Klasse, Bd. 90, Abt. 3, 1884.

110) Nikiforoff, J. A., Ueber die Proportion zwischen dem Arterienkaliber einerseits und dem Gewichte, Umfang der Organe und dem Gewichte der Körperabschnitte andererseits. Diss. St. Petersburg 1883. Russisch. Citiert nach Hoffmann, Schwalbe's Jahresbericht, 1883.

111) Norman, Chever, Observation on the structural anatomy of the veins. London. med. Gazette, 1845. Citiert nach Epstein, No. 42.

112) Ostrumoff, Versuch über die Hemmungsnerven der Blutgefäße der Haut. Arch. f. d. ges. Physiol. des Menschen u. d. Tiere, Bd. 12, 1876.

113) Pfalz, G., Ueber das Verhalten glatter Muskel verschiedener Tiere gegen Temperaturdifferenzen und elektrische Reizung. Inaug.-Diss., Königsberg 1882.

114) Piotrowski, G., Ueber die Einwirkung der Temperatur auf die Gefäßwand. Centralbl. f. Physiol., Bd. 6, 1892.

115) — Studien über den peripheren Gefäßmechanismus. Arch. f. d. ges. Physiol. d. Menschen u. d. Tiere, Bd. 55, 1894.

116) Poiseuille, Recherches sur les causes du mouvement du sang dans les vaisseaux capillaires. Mémoires présentés à l'Académie des sciences par divers savants, T. 7, 1841.
117) Preyer, W., Spezielle Physiologie des Embryo. Leipzig 1885.
118) — Ueber Embryoskopie. Sitz.-Ber. d. Jenaischen Gesellsch. f. Med. u. Naturwissensch., 1879. Sitz. v. 13. Juni 1879.
119) Protopopow, S. A., Beitrag zur Anatomie und Physiologie der Ureteren. Arch. f. d. ges. Physiol. d. Menschen u. d. Tiere, Bd. 66, 1897.
120) Quetelet, Ueber den Menschen und die Entwickelung seiner Fähigkeiten. Uebersetzt von Riecke, 1838. Citiert nach Vierordt, No. 177.
121) Quincke, H., Beobachtungen über Capillar- und Venenpuls. Berl. klin. Wochenschr., 1868.
122) Ranvier, L. A., Leçons de l'anatomie générale sur le système musculaire. Paris 1880.
123) — De quelques faits relatifs à l'histologie et la physiologie des muscles striés. Arch. de physiol. normal et pathologique, 1874, Sér. II, T. 1, année 6.
124) — Technisches Lehrbuch der Histologie. Uebersetzt von Nicata und v. Wyss. Leipzig 1888.
125) Remak, R., Histologische Bemerkungen über die Blutgefäßwand Arch. f. Anat. u. Physiol., 1850.
126) Riegel, Fr., Ueber den Einfluß des Nervensystems auf den Kreislauf und die Körpertemperatur. Arch. f. d. ges. Physiol. d. Menschen u. d. Tiere, Bd. 4, 1871.
127) — Zur Kenntnis von dem Verhalten des Venensýstems unter normalen und pathologischen Verhältnissen. Berl. klin. Wochenschrift, 1881.
128) — Ueber den normalen und pathologischen Venenpuls. Deutsch. Arch. f. klin. Med., Bd. 31, 1882.
129) Risse, A., Observationes quaedam de arteriarum statu normali atque pathologico. Dissertatio inaug., Regiomonti 1853.
130) Roux, W., Ueber die Verzweigung der Blutgefäße. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch., Bd. 12, 1878.
131) — Der Kampf der Teile im Organismus. Leipzig 1881.
132) — Ueber die Bedeutung der Ablenkung des Arterienstammes bei der Astabgabe. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch., Bd. 13, 1879.
133) Roy, Ch. S., The elastic properties of the arterial wall. Journ. of Physiol., Vol. 3, 1880—1883.
134) — and Graham, Brown J., The blood pressure and its variations in the arterioles, capillaries and smaller veins. Journ. of Physiol., Vol. 2, 1879—1880.
135) Sack, E., Ueber Phlebosklerose und ihre Beziehungen zur Arteriosklerose. Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. u. f. klin. Med., Bd. 92, 1888.

136) Samkowy, H., Ueber den Einfluß verschiedener Temperaturgrade auf die physiologischen Eigenschaften der Nerven und Muskeln. Inaug.-Diss., Berlin 1875.
137) — Ueber den Einfluß der Temperatur auf den Dehnungszustand quergestreifter und glatter Muskulatur verschiedener Tierklassen. Arch. f. d. ges. Physiol. d. Menschen u. d. Tiere, Bd. 9, 1874.
138) Schnopfhagen, Fr., Ueber die hypertrophischen Verdickungen der Aortenwand. Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wissenschaften zu Wien, Math.-naturw. Klasse, Bd. 72, Abt. 3, 1875.
139) Schott, J., Ein Beitrag zur elektrischen Reizung des quergestreiften Muskels von seinem Nerven aus. Arch. f. d. ges. Physiol. d. Menschen u. d. Tiere, Bd. 48, 1891.
140) Schultz, P., Die glatte Muskulatur der Wirbeltiere. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1895.
141) — Zur Physiologie der längsgestreiften (glatten) Muskeln. 3. Beitrag. Spontane Bewegung, Tonus, Peristaltik. Ebenda, 1897.
142) — Die längsgestreifte Muskulatur der Wirbeltiere. II. Ihre Verrichtung. 1. Beitrag. Ebenda, 1897.
143) — Quergestreifte und längsgestreifte Muskulatur. Ebenda, 1897.
144) Schwalbe, G., Ueber Wachstumsverschiebungen und ihren Einfluß auf die Gestaltung des Arteriensystemes. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch., Bd. 12, 1878.
145) Sertoli, E., Contribution à la physiologie générale des muscles lisses. Arch. Ital. de Biol., T. 3, 1883.
146) Sobotta, J., Beitrag zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Uterusmuskulatur. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 38, 1891.
147) Steinach, E. u. Wiener, H., Motorische Funktionen hinterer Spinalnervenwurzeln. Arch. f. d. ges. Physiol. d. Menschen u. d. Tiere, Bd. 60, 1895.
148) Strassmann, F., Die Totenstarre am Herzen. Vierteljahrsschr. f. gerichtl. Med. u. öffentl. Sanitätswesen, N. F. Bd. 51, 1889.
149) — Weitere Untersuchungen über die Totenstarre am Herzen. Ebenda, 3. Folge Bd. 12, Suppl., 1896.
150) Strawinski, N., Ueber den Bau der Nabelgefäße und über ihren Verschluß nach der Geburt. Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wissenschaften zu Wien, Math.-naturw. Klasse, Bd. 70, Abt. 3, 1874.
151) Stricker, S., Studien über den Bau und das Leben der kapillaren Blutgefäße. Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wissenschaften zu Wien, Math.-naturw. Klasse, Bd. 52, Abt. 2, 1865.
152) — Untersuchungen über die Kontraktilität der Kapillaren. Ebenda, Bd. 74, Abt. 3, 1876.
153) — Vorlesungen über allgemeine und experimentelle Pathologie. Wien 1883.
154) Tarchanoff, J. Fürst, Beobachtungen über kontraktile Elemente in den Blut- und Lymphkapillaren. Arch. f. d. ges. Physiol. d. Menschen u. d. Tiere, Bd. 9, 1874.

155) Tigerstedt, R., Studien über die Blutverteilung im Körper. I. Abh. Bestimmung der vom linken Herzen herausgetriebenen Blutmenge. Skandin. Arch. f. Physiol., Bd. 3, 1892.
156) Todd, Cyclopaedia of anatomy and physiology III, 1848. Citiert nach Vierordt, No. 177.
157) Toldt, C., Lehrbuch der Gewebelehre. 2. Aufl., Stuttgart 1884.
158) Thoma, R., Untersuchungen über die Größe und das Gewicht der anatomischen Bestandteile des menschlichen Körpers im gesunden und kranken Zustande. Leipzig 1882.
159) — Untersuchungen über die Histogenese und Histomechanik des Gefäßsystems. Stuttgart 1893.
160) — Ueber die Abhängigkeit der Bindegewebsneubildung in der Arterienintima von den mechanischen Bedingungen des Blutumlaufes. 1. Mitt. Die Rückwirkung des Verschlusses der Nabelarterie und des arteriösen Ganges auf die Struktur der Aortenwand. Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. u. f. klin. Med., Bd. 93, 1883.
161) — 2. Mitt. Das Verhalten der Arterien in Amputationsstümpfen. Ebenda, Bd. 95, 1884.
162) — 3. Mitt. Die diffuse Arteriosklerose. Ebenda, Bd. 104, 1886.
163) — 4. Mitt. Die diffuse Arteriosklerose. Ebenda, Bd. 104, 1886.
164) — 5. Mitt. Die Arteriosklerosis nodosa. Ebenda, Bd. 105, 1886.
165) — 6. Mitt. Die Arteriosklerosis nodosa. Ebenda, Bd. 105, 1886.
166) — 7. Mitt. Die Arteriosklerosis nodosa. Ebenda, Bd. 106, 1887.
167) — u. Käfer, N., Ueber die Elasticität gesunder und kranker Arterien. Ebenda, Bd. 116, 1889.
168) — u. Fromherz, E., Ueber die lichte Weite der Placentararterien. Arch. f. Entwickelungsmechanik d. Organismen, Bd. 7, 1898.
169) Thomé, R., Arteriendurchmesser und Organgewicht. Arch. f. d. ges. Physiol. d. Menschen u. d. Tiere, Bd. 82, 1900.
170) Tompson, W. H., Ueber die Abhängigkeit der Gliedervenen von den motorischen Nerven. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1893.
171) Triepel, H., Das elastische Gewebe in der Wand der Arterien der Schädelhöhle. Anat. Hefte, Heft 22 (Bd. 7, Heft 2), 1896.
172) — Ueber die elastischen Eigenschaften des elastischen Bindegewebes, des fibrillären Bindegewebes und der glatten Muskulatur. Ebenda, Heft 31 (Bd. 10, Heft 1), 1898.
173) — Die Struktur der Gehirnvenen und die Blutcirkulation in der Schädelhöhle. Ebenda, Heft 36 (Bd. 11, Heft 3), 1898.
174) — Einführung in die physikalische Anatomie. Wiesbaden 1902.
175) Velichi, J., Zur Chemie der glatten Muskeln. Centralbl. f. Physiol., Bd. 12, 1898.
176) Verworn, M., Einleitung. Zeitschr. f. allgemeine Physiol., Bd. 1, 1902.
177) Vierordt, H., Daten und Tabellen für Mediziner. Jena 1888.
178) Virchow, R., Gesammelte Abhandlungen zur wissenschaftlichen Medizin. Frankfurt a./M. 1856.

179) Vulpian, A., La physiologie de l'amnios et de l'allantois chez les oiseaux. Mémoires lus à la société de Biologie, Paris 1858, Sér. II. T. 4, 1857.

180) Walkoff, F., Das Gewebe des Ductus arteriosus und die Obliteration desselben. Zeitschr. f. rationelle Med., 3. Reihe, Bd. 36, 1869.

181) Wertheim, G., Mémoire sur l'élasticité et la cohésion des principaux tissus du corps humain. Ann. de chimie et physique, Sér. III, T. 21, 1847.

182) Westphalen, H., Histologische Untersuchungen über den Bau einiger Arterien. Inaug.-Diss., Dorpat 1886.

Nachdruck verboten.

Die Reaktion einiger Infusorien auf einzelne Induktionsschläge

Von Dr. med. E. Roesle.

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Leipzig.)

Mit 8 Abbildungen.

(Der Redaktion zugegangen am 1. Juli 1902.)

Nachdem zuerst Kühne (1864)[1]) an Rhizopoden, speciell am Actinosphaerium Eichhorni gezeigt hatte, daß die Reaktionen dieses Protozoons auf den konstanten Strom wesentlich von dem Pflüger-schen Gesetz der polaren Erregung abweichen, indem bei Schließung des Stromes an der Anode und Kathode, bei der Oeffnung nur an der Kathode eine kontraktorische Erregung stattfindet, wurden in den letzten Jahren solche Versuche auch an anderen einzelligen Organismen, vor allen an Amöben und Infusorien angestellt, die ebenfalls zu interessanten, teilweise vom Pflüger'schen Gesetze abweichenden Resultaten führten, so daß Verworn (1889, 1896) daraus den allgemeinen Schluß zog, daß sich überhaupt kein für alle lebendige Substanz giltiges Gesetz der polaren Erregung durch den galvanischen Strom aufstellen läßt.

Während nun auch in neuester Zeit obige Versuche mit dem konstanten Strom wiederholt in eingehenderer Weise angestellt wurden und zur Erklärung der dabei zu Tage tretenden Erscheinungen bereits mehrere Theorien aufgestellt worden sind, besitzen wir nur wenige und ungenaue Angaben über Beobachtungen der Einwirkung von Induktionsströmen auf einzellige Organismen, insbesondere auf Infusorien.

Da wir aber gerade in der leicht abstufbaren Reizung durch Induktionsströme ein bequemes Mittel haben, um manche Protisten zu Bewegungen zu veranlassen, die sie nur gelegentlich spontan oder auf mechanische Reizung hin ausführen, so ist es für gewisse weitere Untersuchungen von großem Vorteile, zuvor die Gesetze der Reaktion

1) Die eingeklammerten Jahreszahlen weisen auf das am Ende der Abhandlung befindliche, chronologisch geordnete Litteraturverzeichnis hin.

dieser Tiere auf Induktionsströme festzustellen. Ich folgte daher einer Anregung des Herrn Dr. F. B. Hofmann, diese Untersuchungen auszuführen, um so lieber, als sich bald nach den ersten Versuchen herausstellte, daß wir mit Hilfe der Induktionsströme infolge ihrer polaren Wirksamkeit imstande sind, viel besser als durch die relativ gröberen mechanischen Eingriffe lokalisierte Reizungen am Protistenkörper vorzunehmen.

Litteratur.

I. Reaktion von seiten der amöboiden Bewegung auf Induktionsströme.

Die prägnanteste Reaktion des Protoplasma der lebenden Zelle auf den eben wirksamen Induktionsöffnungsschlag besteht in einer „kontraktorischen Erregung“, die sich, wenn Protoplasmafortsätze vorhanden sind, in einer Einziehung derselben äußert. Den Nachweis hierfür brachten zuerst die Versuche von Engelmann (1869) an Amöben, die ihre Pseudopodien einziehen und Kugelgestalt annehmen, welche Vorgänge nach den Untersuchungen von Golubew (1868) auch an den Leukocyten des Blutes zu beobachten sind. Ferner zeigte Kühne (1864) speciell an den Staubfäden von Tradescantia virginica, daß auch das Protoplasma von Pflanzenzellen auf einzelne Inductionsschläge Kugelgestalt annimmt. Auch an einigen Rhizopoden, Amöben und dem anfangs schon erwähnten Actinosphaerium hat Kühne (1864) die Einwirkung verschieden starker Induktionsströme einer kritischen Untersuchung unterworfen, wobei er nachstehende, von Verworn (1889) später bestätigte Erscheinungen wahrgenommen hat.

Bei langsamem Nähern der Spiralen eines von zwei Grove-Elementen getriebenen Du Bois-Reymond'schen Induktionsapparates sah Kühne deutlich nach wiederholten Einzelinduktionsschlägen an Amöben, die sich zwischen zwei Platinelektroden befanden, wie das Tier zur Kugelform gelangt. „Im Beginne der Reizung verwandelt sich nur ein Teil der Amöbe in diese Gestalt, sie erhält nur an einer Stelle eine kugelförmige Auftreibung, in welcher noch ein lebhaftes Hin- und Herwälzen stattfindet, während ein anderer Teil, gleichviel ob hyalin oder körnig, wie ein flaches Anhängsel an die Kugel sich anzusetzen scheint, das erst allmählich mit eingezogen wird.“ Bei einiger Verstärkung des Stromes sah er jede Bewegung in der kugeligen Amöbe schwinden, bei weiterer Verstärkung die Kugel plötzlich platzen und ein wurstförmiges Gerinnsel hervortreten. Auf

dieselbe Weise wie bei Amöben fand er beim Actinosphaerium nur an der Ein- und Austrittstelle des Stromes eine Einziehung der Pseudopodien und ein Platzen der Blasen am Rande der Kugel, während die rechtwinklig zur Stromesrichtung liegenden Strahlen unverändert blieben und der blasige Rand nur selten Einschmelzungen zeigte. Durch Drehung des Tieres um einen Winkel von 90° konnte er dann auch an diesen Körperseiten die elektrische Wirkung beobachten. „Wo der Strom eintritt, ist selbst bei Minimalreizungen die Erscheinung ebenso wie da, wo er austritt, und nur diejenigen Randteile, deren Strahlen rechtwinklig zur Stromesrichtung stehen, bedürfen mächtigerer Reizungen, um in Bewegung zu geraten. Mit Induktionsströmen läßt sich also“ — so schließt Kühne diese Versuche — „kein sogenanntes Zuckungsgesetz des kontraktilen Protoplasma der Rhizopoden nachweisen.“

II. Reaktion von seiten der Flimmerbewegung auf Induktionsströme.

Außer der Erscheinung der „kontraktorischen Erregung“, die, wie gesagt, innerhalb der Stromesrichtung schon bei den morphologisch am wenigsten differenzierten Protoplasmagebilden, Pflanzenzellen und Rhizopoden, wahrgenommen wird und die von uns keiner weiteren Erörterung und Untersuchung unterzogen werden soll, sehen wir bei den mit besonderen Bewegungsorganoiden ausgestatteten Protozoen, den Flagellaten und Ciliaten, noch eine Reaktion von seiten ihres Geißel- bez. Wimperapparates.

Nach den Untersuchungen von Verworn (1889) ist die Geißel der Flagellaten der empfindlichste Teil des Körpers, sie ist zugleich sensibles wie motorisches Organoid. Auf jeden das Flagellat treffenden Reiz reagiert die Geißel mit einem seitlichen Schlag, der das Tier von der Reizstelle abwendet. Auf einen einzelnen wirksamen Induktionsschlag soll eine Erregung des Geißelfadens, z. B. an Peranema, bemerkbar sein, wodurch eine Beschleunigung der Bewegung bewirkt wird.

Bei den Ciliaten wurden bezüglich ihrer Wimperthätigkeit eigenartige Reaktionen auf Induktionsströme bis jetzt nur von Kühne (1859) erwähnt. Er konstatierte nämlich bei seinen später noch eingehender zu erwähnenden elektrischen Reizungen an Vorticellen eine zugleich mit der Kontraktion stattfindende plötzliche Einstülpung des Cilien tragenden Peristomsaumes, der sich jedesmal erst wieder mit der Ausdehnung des Tieres allmählich ausstreckte, weshalb er an-

nahm, daß die Kontraktion des Tieres und die Einstülpung des Peristoms nur als ein gemeinsamer Vorgang anzusehen sei.

An anderen Objekten liegen über die Reaktion der Flimmerhaare auf Induktionsströme nur noch Beobachtungen von Engelmann (1879) vor. Er fand, daß die Wimpern an den Kiemenleisten der zweiklappigen Muscheln auf einen einzelnen stärkeren Induktionsschlag in Starre verfallen, daß also eine Lähmungserscheinung eintritt, analog der Wärmestarre der Wimpern von Infusorien auf stärkere thermische Reize. An den Flimmerepithelien der Rachenschleimhaut des Frosches bewirken elektrische Reize je nach den Bedingungen, unter denen sich die Zellen befinden, eine Anregung oder Hemmung der Thätigkeit der Zellen von vorübergehender Dauer.

Ueber eventuelle polare Differenzen der Reaktion der Cilien ist dagegen bei Induktionsströmen garnichts festgestellt, während wir derartige Erscheinungen bereits bei der galvanischen Reizung kennen gelernt haben. So fand Ludloff (1895) eine polare Erregung der Wimperthätigkeit bei Paramaecium aurelia, indem die anodischen Wimpern „kontraktorisch“, die kathodischen „expansorisch“ erregt werden, wodurch der sog. negative Galvanotropismus dieses Infusoriums zu erklären wäre. An den Flimmerepithelien von Wirbeltieren fand ferner Kraft (1889), daß ihre Bewegung beim Durchfließen des konstanten Stromes an beiden Polen beschleunigt wurde.

III. Reaktion von seiten der Myoïdbewegung auf Induktionsströme.

Bekanntlich finden wir bei einigen höher differenzierten Infusorien im Protoplasma kontraktile Muskelfibrillen, Myoïde, eingelagert. Zu diesen Infusorien gehören die wegen ihrer meist festsitzenden Lebensweise als Versuchsobjekte besonders geeigneten Vorticellinen, die nur einen einzigen, spiralig verlaufenden Myoïdfaden in ihrem Stiele besitzen, und die Stentoren, in deren äußerer Protoplasmaschicht mehrere parallel verlaufende Muskelfibrillen eingebettet sind. Mit Hilfe ihrer kontraktilen Organe vermögen diese Ciliaten auf starke Erschütterungsreize oder sonstige Reize hin ihre Körperform ganz erheblich zu verändern.

Dieselben Erscheinungen wurden auch nach Einwirkung von Induktionsströmen wahrgenommen. Schon im Jahre 1859 untersuchte Kühne (1859) die Reizwirkung der Induktionsströme auf Vorticellen. Hier hat sich ergeben, daß mäßig starke Induktionsöffnungsschläge die Tiere zu einer plötzlichen Kontraktion zwingen, worauf sie sich

bald wieder allmählich ausstrecken, während stärkere Ströme einen baldigen Zerfall des Protoplasmas bedingen, so daß nur eine passive Wiederausstreckung während der „Totenstarre“ infolge der Elasticität der Muskelscheide erfolgt. Kühne, welcher anfangs den Reizerfolg der mäßig starken Ströme für eine indirekte Reaktion der ganzen Zelle wie auf einen Erschütterungsreiz zu halten nahe wahr, wurde freilich bald gewahr, daß auch isolierte Stiele, deren Köpfchen eben abgerissen und deren Myoïdfaden noch vorhanden war, sich auf den elektrischen Reiz hin kontrahierten, allerdings erst, wenn der elektrische Strom durch Annähern der Induktionsrolle etwas verstärkt wurde. Aus dieser Herabsetzung der Erregbarkeit schloß er, daß doch, wie er sich ausdrückt, von dem Köpfchen der Vorticelle der Wille ausgeht.

Auch aus diesen, sozusagen nur vorläufigen, Untersuchungen über die Reaktion der mit Myoïden ausgestatteten Infusorien auf Induktionsströme ersehen wir, daß wir bei ihnen bis jetzt ebensowenig wie bei der Flimmerbewegung die Gesetze der Reizwirkungen genauer kennen.

Untersuchungsmethoden.

Als Versuchsobjekte standen mir aus den einzelnen, nach ihrer verschiedenen Bewimperung abgegrenzten Unterordnungen der Infusorien zur Verfügung:

1) Paramaecium aurelia	aus der Unterordnung der Holotrichen,
2) Oxytricha parallela 3) Stylonychia mytilus	„ „ „ „ Hypotrichen,
4) Stentor coeruleus und Roeselii	„ „ „ „ Heterotrichen,
5) Vorticella nebulifera, microstoma und andere	„ „ „ „ Peritrichen.

Um die Reizwirkungen der Induktionsströme auf die weniger differenzierten, frei umherschwimmenden Paramaecien und Hypotrichen zu beobachten, genügt ein höchst einfach konstruierter Apparat. Auf einen größeren Objektträger wird mittels Canadabalsam ein Glasring aufgekittet und in den so entstandenen Hohlraum das die Tiere enthaltende Wasser gebracht. In dieses Reizkästchen tauchen zwei sich gegenüberliegende Platinelektroden, die mit Siegellack auf dem Glasring fixiert werden; zwei Klemmen verbinden die Platindrähte mit Kupferdrähten, die zu einem Stromwender (Pohl'sche Wippe) führen. Die Einzelinduktionsströme werden von einem mit 2 Grove-Elementen beschickten Du Bois-Reymond'schen Schlittenapparat geliefert, dessen Neef'scher Hammer ausgeschaltet ist.

Die zwischen den beiden Elektroden sich tummelnden Infusorien lassen ihre gröberen Reaktionen auf Induktionsströme schon mit bloßem Auge oder Lupenvergrößerung erkennen, ihre feineren aber nur mit der schwachen Vergrößerung eines Mikroskopes. Da die Tiere spontan ihre Lage fast beständig wechseln, so ist es schon mittels der beiden Elektroden ermöglicht, den Strom in den verschiedensten Richtungen zu ihrer Körperachse hindurchzuleiten. Außerdem kann der Strom durch Umlegen der Wippe bald in der einen, bald in der anderen Richtung auf das einzelne Tier einwirken.

Diese einfache Einrichtung genügte zum Teil auch für die Untersuchungen an Vorticellen, doch müssen in diesem Falle Kolonien dieser Tiere sich der Beobachtung darbieten, so daß gleichzeitig die verschiedenen Reaktionen der teils quer, schräg oder längs zur Stromrichtung stehenden Vorticellen geprüft werden können. Um aber an einer einzelnen Vorticelle oder an den meist isoliert vorkommenden Stentoren die Reizwirkungen bei Längs- oder Querdurchströmung abwechselnd mit Strömen entgegengesetzter Richtung einer exakten Untersuchung unterziehen zu können, wurde der Reizapparat auf folgende Weise vervollkommnet:

In das Reizkästchen tauchen vier Platinelektroden, und zwar so, daß sie die Spitzen eines Quadrates bilden, in dessen Mitte die mit den Versuchsobjekten behaftete Wasserlinse zu liegen kommt. Die Platindrähte stehen durch Klemmen mit 4 Kupferdrähten in Verbindung, die zu einer Wippe führen, so daß je zwei gegenüberliegende Elektroden an je einer Seite der Wippe enden. Diese Wippe ist mit einer zweiten verbunden, um den Strom beliebig wechseln zu können. Die übrige Anordnung ist die gleiche wie beim vorigen Apparat. Auf diese Weise kann je nach Umlegen der beiden Wippen ein einzelnes Präparat bald längs, bald quer in der einen und anderen Richtung durchströmt werden.

In noch vollkommener Weise werden diese Untersuchungsmöglichkeiten durch einen einfachen Apparat erzielt, dessen Konstruktion wir den Angaben des Herrn Professors Hering verdanken:

Das schon mehrfach erwähnte Reizkästchen wird durch Aufkitten eines Hartgummiringes von ca. 3 cm Durchmesser auf ein großes Objektglas hergestellt. Um diesen wird ein zweiter, dünnerer und den ersten etwas überragender Hartgummiring von solchem Durchmesser angelegt, daß er sich eben um den anderen drehen läßt. In diesen zweiten Ring werden zwei feine Klemmen genau einander gegenüber geschraubt. An diese wird je ein dünnes, in der Mitte längs durchschlitztes Metallstück so angebracht, daß es sich an der be-

festigenden Schraube ein Stück hin und her verschieben und um seine horizontale Achse drehen läßt. Die an das Metallstück angelöteten Platindrähte lassen sich auf diese Weise je nach der Lage des Präparates im Reizkästchen in gleichmäßiger Entfernung davon einstellen. Im übrigen bleibt die Einrichtung wie bei der zuerst

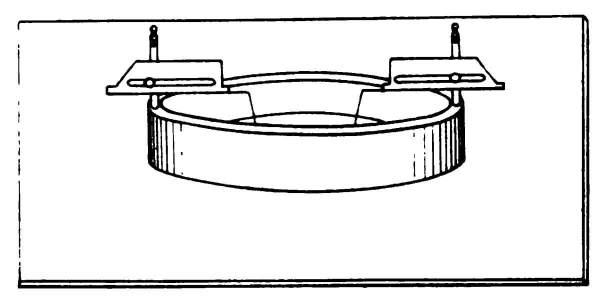


Fig. 1. Drehbares Reizkästchen nach HERING.

beschriebenen Versuchsmethodik. Durch Drehung des zweiten Hartgummiringes wird es ermöglicht, den daran befindlichen Elektroden die verschiedensten Stellungen zu der Körperachse der Tiere zu geben, und man sieht sich nicht mehr genötigt, die zur Durchströmung gerade gewünschte Körpereinstellung lange abzupassen.

I. Reaktion von Paramaecien.

Das zur ersten Unterordnung der Ciliaten, zu den am ganzen Körper gleichmäßig bewimperten Holotrichen gehörige Paramaecium aurelia, dessen Reaktion auf galvanische Reize nach den Untersuchungen von VERWORN und anderer im Vordergrunde des physiologischen Interesses steht, sei aus diesem Grunde hier an den Anfang gestellt.

Da die mikroskopische Betrachtung des Reizeffektes insofern eine Schwierigkeit darbietet, als das frei umherschwimmende Infusorium sehr rasch dem Blick entschwindet, so müssen wir behufs der Reizung entweder eine kurze Ruhepause der rastlosen Wimperthätigkeit geduldig abwarten oder das Reizkästchen mit einem Filz feiner Wasserpflanzen anfüllen, in dessen Maschen sich die Tiere gleichsam fangen, so daß sie zwar die verschiedensten Lagen zur Stromesrichtung einnehmen, sich aber nicht oder nur langsam vom Orte entfernen können.

Die ersten deutlichen Reaktionen auf einzelne Induktionsöffnungsschläge an verhältnismäßig langsam, mit gleichmäßigem Wimperschlag

sich vorwärtsbewegenden Paramaecien sah ich erst bei relativ starken Strömen. Die Reaktion bestand bei Schwellenreizen in einer Art von ganz schwacher Zusammenzuckung ohne Ortsveränderung oder in einer ganz geringen, gerade noch wahrnehmbaren Rückwärtsbewegung. Bei etwas stärkeren Strömen erfolgte hingegen eine plötzliche, ruckweise Bewegung nach vorwärts infolge einer plötzlichen Beschleunigung der Rhythmicität der Wimperbewegung, die jedoch nur wenige Augenblicke währte, worauf das Tier seine frühere Bewegungsweise wieder fortsetzte. Diese Vorwärtsbewegung steigerte sich bei Verminderung des Rollenabstandes, also bei Zunahme der Stromstärke, so daß das Tier oft plötzlich dem Blicke entschwand.

Ferner zeigte sich in der Nähe der Schwelle eine verschiedene Wirksamkeit des Stromes je nach der Lage der Körperachse zur Stromesrichtung. Zuerst machte sich eine Differenz zwischen der Längs- und Querdurchströmung geltend, indem die Reaktion deutlicher, bezw. schon bei größerem Rollenabstand bemerkbar wurde, wenn die Längsachse des Tieres sich in genau paralleler Lage zur Stromesrichtung eingestellt hatte.

Außerdem konnte man bei Längsdurchströmung einen Unterschied zwischen der auf- und absteigenden Stromesrichtung[1]) bemerken, indem bei absteigendem Strome die Reaktion früher, d. h. schon bei geringerer Stromstärke eintrat als bei aufsteigendem Strom.

Aber auch bei querer Durchströmung stellten sich bei der genauen Untersuchung Unterschiede heraus, indem bei einer bestimmten Lage des Tieres die Schwellenwerte beider Stromesrichtungen deutlich differierten.

Alle diese auffallenden Erscheinungen waren am besten an einem und demselben Paramaecium, das sich, in die Maschen des Pflanzenfilzes eingeschlossen, bald um seine Quer-, bald um seine Längsachse drehte, wahrzunehmen. Bei Schwellenreizen konnte man immer nur in ganz bestimmten Lagen des Tieres zur Stromesrichtung eine Reaktion eintreten sehen. Erst eine Reihe von Versuchen und erst die Vergleichung analoger Ergebnisse bei anderen Infusorien führte zur Erklärung dieser merkwürdigen Erscheinung. Eine genaue Beobachtung der Lage der Anode und Kathode am Protoplasmakörper ließ nämlich erkennen, daß die Reaktion immer dann am ehesten auslösbar war, wenn gerade das Peristom der Anode zugewendet war, der Strom also am Peristom, bezw. am Zellmund in den Körper eintrat.

1) Ich bezeichne als „absteigende“ Richtung stets die Richtung vom Vorder- zum Hinterende des Tieres (Anode am vorderen Pol), als „aufsteigende“ die entgegengesetzte Richtung (Anode am hinteren Pol).

Diese gesetzmäßig sich immer wiederholende Erscheinung bestätigte sich auch bei den Versuchen mit Schrägdurchströmung, deren Wirkung daher ebenfalls dem nachstehenden Protokolle, das eine Uebersicht über das Verhältnis der Reizschwellen bei verschiedenen Stromesrichtungen an einem und demselben Tiere geben soll, eingereiht wurde.

Da Induktionsschließungsströme erst bei erheblich geringerem Rollenabstand zur Wirkung kamen, so daß es ohne Anwendung besonderer Einrichtungen nicht möglich war, die Stromstärke so fein abzustufen, als es zum Nachweis für die geringen Unterschiede in der Reizschwelle nötig gewesen wäre, beschränke ich diese Protokolle nur auf die Reizwirkung der Induktionsöffnungsströme.

Protokoll über die Reaktionen (Schwellenwerte) von Paramaecium.

1) Bei Längsdurchströmung:

Abstand der sekundären Spirale	↑	↓
11 cm	Keine Reaktion	Erste Reaktion
10 „	Erste Reaktion	Reaktion stärker

2) Bei Querdurchströmung:

	Anode am Peristom	Kathode am Peristom
9 cm	Erste Reaktion	Keine Reaktion
8 „	Reaktion stärker	Erste Reaktion

3) Bei Schrägdurchströmung:

	Anode am Peristom	Kathode am Peristom
11 cm	Erste Reaktion	Keine Reaktion
10 „	Reaktion stärker	Erste Reaktion

Zur Veranschaulichung dieser Resultate diene beistehende Figur. Die Pfeile geben die früher wirksamen Stromrichtungen an.

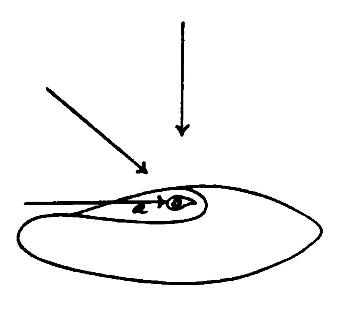


Fig. 2. Paramaecium aurelia (schematisch). *a* Peristomfeld, *b* Zellmund.

Zur Erklärung des auffallenden und interessanten Ergebnisses, daß immer jene Stromesrichtung die wirksamere ist, bei der die Anode am Peristom liegt, möchte ich vorläufig schon hier erwähnen, daß ich hauptsächlich auf Grund der nachfolgenden Versuche an anderen Ciliaten zu der Annahme gekommen bin, daß das Peristom, bezw.

der Zellmund dieser einzelligen Organismen eine größere Reizbarkeit besitze als der übrige Protoplasmakörper, d. h. daß Reize, die das Peristomfeld direkt treffen, schon bei geringerer Intensität eine Reaktion auszulösen vermögen.

Bemerkenswert ist ferner, daß die Bewegungserscheinungen der Paramaecien auf Induktionsöffnungsschläge von anderer Art sind als die von Jennings (1900) beschriebenen, die er als auf jede Reizwirkung einzig möglichen bezeichnete. Ich sah auf elektrische Reizung nie eine auf ein plötzliches Zurückfahren folgende Vorwärtsbewegung in spitzem Winkel zu der früheren Richtung, sondern, wie schon erwähnt, bei stärkeren Reizen eine plötzliche rasche Bewegung nach vorwärts, die sich bei Reizverstärkung noch steigern läßt, bei schwächeren eine ganz geringe Rückwärtsbewegung.

Auch auf diese Thatsache kann erst bei Vergleichung ähnlicher Erscheinungen an anderen Infusorièn am Schlusse dieser Abhandlung näher eingegangen werden.

II. Reaktion einiger Hypotrichen.

Aus der Unterordnung der Hypotrichen standen mir Oxytricha parallela und Stylonychia mytilus zur Verfügung. Um die beständige ruckweise Vorwärtsbewegung der ersteren einigermaßen hintanzuzuhalten, zeigte es sich vorteilhaft, nur eine ganz geringe Menge der diese Tiere enthaltenden Infusion zwischen zwei Elektroden auszubreiten, der womöglich noch einige Pflanzenbestandteile beigemischt waren. In einem derartigen Präparat sieht man die Bewegung bald sich verlangsamen, ja auch kurze Zeit stille stehen. Da diese Eigenschaft besonders auf Stylonychia zutrifft, so war letztere ganz besonders zu Reizversuchen geeignet.

Die Reaktionen beider Hypotrichen auf einzelne Induktionsöffnungsschläge zeigten im wesentlichen vollkommene Uebereinstimmung, abgesehen davon, daß die viel voluminösere Stylonychia schon auf schwächere Ströme reagiert als die Oxytricha. An der Schwelle der Reizwirkung konnte man bereits ein geringes, aber noch deutlich wahrnehmbares Zurückzucken bemerken, das mit Verstärkung des Stromes ganz beträchtlich gesteigert werden konnte, so daß starke Ströme ein solches Tier schon um einige Körperlängen nach rückwärts zu schnellen vermochten, gleichgiltig, in welcher Richtung zur Körperachse der Strom durchgeleitet wurde. Während sich im Momente der Zuckung eine Erregung der Randwimpern nicht wahrnehmen ließ, gerieten sowohl Peristom- wie Sprungwimpern in Be-

wegung, durch welch letztere wohl das Zurückzucken des ganzen Tieres zustande kommen dürfte. Diese Erregung folgte aber der Reizung erst nach einem deutlichen, kurzen Latenzstadium und währte, wie bei Paramaecium, nur einige Augenblicke, worauf das Tier seine gewöhnliche Bewegungsweise wieder fortsetzte.

Bei genauer Beobachtung vermochte ich bei beiden Hypotrichen in der Nähe der Reizschwelle ebenfalls eine Differenz der Wirkung bei Längs- und Querdurchströmung zu konstatieren, indem die Reaktionen am frühesten jedesmal dann eintraten, wenn sich das Tier mit seiner Längsachse genau in die Stromesrichtung eingestellt hatte. Verließ es diese Stellung, so daß es mit der Stromesrichtung einen spitzen oder rechten Winkel bildete, so blieben sofort die Reaktionserscheinungen aus und kehrten erst bei einer bestimmten Verstärkung des Stromes wieder. Diese Erscheinungen konnten sowohl bei dem ruhig daliegenden wie freischwimmenden Tier als gesetzmäßig festgestellt werden.

Polare Differenz der Reizwirkung.

Aber auch bei der Längsdurchströmung traten je nach der Stromesrichtung Verschiedenheiten in der Stärke der Reizwirkung zu Tage, ausgenommen bei der Längsdurchströmung der Oxytrichen, die einer genauen Beobachtung ihrer ersten Reaktionserscheinungen sehr große Schwierigkeiten bereiteten. Derartige Verschiedenheiten fanden sich ferner auch bei der queren und sagittalen (ventro-dorsalen) Durchströmung.

Es zeigte sich nämlich, daß auch bei den Hypotrichen diejenige Stromesrichtung die früher wirksame war, bei der die Anode am Peristom lag. Am deutlichsten mußte sich natürlich diese verschiedene Wirkung bei der sagittalen Durchströmung äußern. Reizte ich eine auf einer Wurzel gleichsam dahinschreitende Oxytricha oder Stylonychia, die mit ihrer ventralen und dorsalen Seite den beiden Elektroden zugewandt war, so erfolgte, wenn die Anode auf der ventralen Seite lag, bei allmählicher Entfernung der sekundären Spirale selbst dann noch ein Reizeffekt, wenn in umgekehrter Stromesrichtung schon lange (in meinem Falle bei einer Differenz von 2 cm Rollenabstand) keine Reaktion mehr wahrnehmbar gewesen war. Etwas schwächer äußerte sich diese polare Differenz bei Querdurchströmung beider Tiere, die ich besonders günstig an einer sich teilenden Oxytricha wahrnehmen konnte, und bei Längsdurchströmung von Stylonychia, wie aus folgenden Protokollen hervorgeht.

Protokoll

a) Ueber die Reaktionen (Schwellenwerte) von Stylonychia mytilus auf Induktionsöffnungsschläge.

1) Bei Längsdurchströmung:

Abstand der sekundären Spirale	↑	↓
15 cm	keine Reaktion	schwache Reaktion
14 „	schwache oder keine Reaktion	deutlichere Reaktion
13 „	stets schwache Reaktion	

2) Bei Querdurchströmung:

	Anode an d. abor. Körperseite	Anode am Peristom
13 cm	keine Reaktion	schwache Reaktion
12 „	schwache Reaktion	Reaktion

3) Bei Sagittaldurchströmung:

	Anode dorsal	Anode ventral
15 cm	keine Reaktion	Reaktion
14 „	keine Reaktion	Reaktion
13 „	Reaktion	stärkere Reaktion

b) Ueber die Reaktionen (Schwellenwerte) von Oxytricha parallela auf Induktionsöffnungsschläge.

1) Bei Längsdurchströmung:

Abstand der sekundären Spirale	↓	↑
13 cm	keine Reaktion	keine Reaktion
12 „	schwache Reaktion	schwache Reaktion
10 „	schwache Reaktion	stärkere Reaktion

2) Bei Querdurchströmung:

	Anode an d. abor. Körperseite	Anode am Peristom
11 cm	keine Reaktion	Reaktion
10 „	Reaktion	Reaktion

3) Bei Sagittaldurchströmung:

	Anode dorsal	Anode ventral
13 cm	keine Reaktion	Reaktion
12 „	keine Reaktion	Reaktion
11 „	Reaktion	Reaktion

Beistehende schematische Figuren geben eine Uebersicht über die früher wirksamen, durch Pfeile gekennzeichneten Stromesrichtungen auf beide Tiere (*a* Peristom).

Die Reaktionen auf Schließungsinduktionsströme erfolgten bei beiden Hypotrichen erst, wenn die Stromstärke beträchtlich vermehrt wurde; es ließ sich zwar ein Unterschied zwischen Quer- und Längsdurchströmung erkennen, aber keine polare Verschiedenheit mehr innerhalb der Stromesrichtung, weshalb eine Aufzeichnung der Schwellenwerte hier unberücksichtigt bleiben soll.

Kurz gesagt, finden wir auch bei diesen beiden Infusorien eine größere Reizbarkeit am Peristom, denn nur dadurch dürfte sich die verschiedene Wirksamkeit der entgegengesetzten Stromesrichtungen erklären lassen, ferner als Reaktionserscheinung auf elektrische Reizung eine konstante und für beide Tiere typische Rückwärtsbewegung, auf die ich an späterer Stelle noch einmal zu sprechen komme.

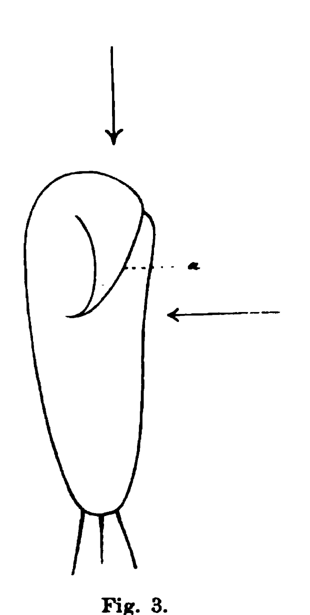


Fig. 3.

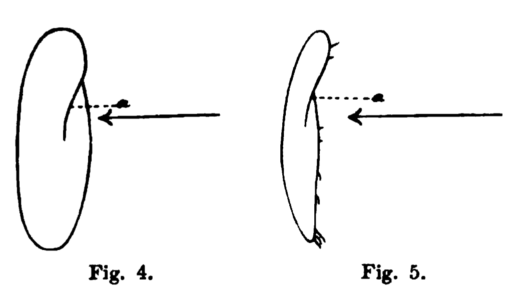


Fig. 4. Fig. 5.

Fig. 3. Stylonychia mytilus.
Fig. 4. Oxytricha (Querdurchströmung).
Fig. 5. Oxytricha, von der Seite gesehen (Sagittaldurchströmung).

III. Reaktion von Stentoren.

Von allen Infusorien, die ich zu meinen Untersuchungen herangezogen hatte, zeigten sich bald die Stentoren als die geeignetsten Versuchsobjekte, da sie eine viel größere Reizbarkeit zu besitzen scheinen als alle übrigen. Dazu kommt, daß sie morphologisch bereits sehr hoch differenziert sind, indem sie zahlreiche Muskelfibrillen (Myoïde) in ihrem Ektoplasma besitzen, wodurch sie sich spontan oder auf Reize zuckungsartig zu kontrahieren vermögen. Diese Bewegungen lassen sich an einem und demselben Exemplare lange beobachten, da sich die Stentoren an Wasserlinsenwurzeln oder anderen Wasserpflanzen mit ihrem Stielende festzusetzen und nur selten frei umherzuschwimmen pflegen.

Schon in kurzer Zeit nach dem vorsichtigen Transporte in das Hering'sche Reizkästchen streckten sich die Tiere, an einer Pflanzenwurzel festsitzend, aus und entfalteten ihre zierliche, trompetenförmige Gestalt, indem sich das Peristom völlig öffnete und die spiralig stehenden Peristomwimpern durch ihre Thätigkeit die Flüssigkeit ringsherum in strudelnde Bewegung setzten. Bleibt das Tier von jeglicher Erschütterung verschont, so vermag es in dieser Ge-

stalt längere Zeit zu verharren. Solche Momente eigneten sich ganz besonders zur elektrischen Reizung, da alle Reaktionen sich dabei vollkommen leicht wahrnehmen ließen.

Schon der eben wirksame Induktionsstrom rief dieselbe Reaktionserscheinung wie ein beträchtlich verstärkter Strom hervor und erst bei relativ sehr starken Strömen änderte sie sich insofern, als sich das Tier, allerdings erst nach stattgehabter Reaktion, nicht mehr zu erholen vermochte und der Protoplasmakörper allmählich zerfiel.

Die prägnanteste Reaktionserscheinung auf jede wirksame elektrische Reizung bestand in einer momentan erfolgenden, raschen Zusammenzuckung des gesamten Körpers, der infolgedessen eine eiförmige, bei sehr starken Reizen eine kugelige Gestalt annahm. Diese Zuckung dürfte wohl ausschließlich durch eine Kontraktion der Myoïde bedingt sein. Der Peristomwulst stülpte sich im Augenblicke der Zuckung ein, so daß eine gleichzeitige Wirkung auf seine Wimpern nicht wahrgenommen werden konnte. Die Wimpern an den beiden Längsseiten des Stentors ließen keine Bewegung erkennen.

Rührte der Reiz von einem eben wirksamen Induktionsschlag her, so sah man bald den Stentor sich in der gewohnten Weise wieder ausdehnen, während stärkere Reize eine größere Kontraktionsdauer zu verursachen schienen, sehr starke aber, wie schon erwähnt, das Expansionsvermögen vollständig aufhoben. Auch der Umstand möge hier Erwähnung finden, daß nach länger fortgesetzten Reizungen eines und desselben Stentors die Erregbarkeit desselben allmählich nachzulassen scheint, indem die Reaktionen erst bei einer, wenn auch nur geringen Stromverstärkung wieder auftreten.

Weiterhin war es auffallend, daß die Schwelle für Induktionsströme beträchtlich früher, d. h. schon bei einer relativ größeren Entfernung der sekundären Spirale von der primären, erreicht wurde als bei allen anderen von mir untersuchten Infusorien. Diese Erscheinung dürfte mit dem verschieden großen Volumen der Ciliaten in Zusammenhang stehen, denn die Stentoren gehören zu den größten derselben und sind dabei auf Reize erregbarer als die mittelgroßen Stylonychien, die erst, wie wir gesehen haben, auf relativ stärkere Reize reagieren, und als die kleineren und kleinsten Ciliaten, die erst (bei meiner Anordnung) auf sehr starke Ströme reagierten oder sogar unbeeinflußt blieben, welche Erscheinungen sich besonders dann auffallend zeigten, wenn mehrere verschiedene Protisten in einem Präparate der Reizung ausgesetzt wurden.

Polare Differenz der Reizwirkung.

Schon bei den ersten Versuchen, die Schwellenwerte der Reizwirkung der Induktionsöffnungsströme bei Längsdurchströmung festzustellen, stellte es sich heraus, daß der absteigende Strom, wenn also die Anode am Peristom lag, immer schon bei einem größeren Rollenabstand zur Wirksamkeit kam als der aufsteigende, bei welchem die Anode am Stielende sich befand. Die Differenz zwischen den Entfernungen der Spiralen betrug im Mittel 5 cm. Bei derselben Anordnung zeigten sich auch die Schwellenwerte der Induktionsschließungsströme analog denen der Oeffnungsströme verschieden, wenn auch die Differenz der Entfernungen der Spiralen hier nur 1—2 cm betrug.

Die Reaktionen auf Induktionsöffnungsströme bei Querdurchströmung traten gewöhnlich dann ein, wenn sich die sekundäre Spirale ungefähr in derselben Entfernung von der primären befand, wie beim eben wirksamen aufsteigenden Längsöffnungsstrom. Auch hier war eine, allerdings nur geringe Differenz der Wirksamkeit des Stromes bei verschiedener Richtung zu konstatieren, welche Erscheinung uns aber erst später beschäftigen soll.

Hier bleiben wir vorerst bei der Thatsache stehen, daß die Erregbarkeit dann eine höhere ist, wenn die Anode am vorderen, die Kathode am hinteren Körperende sich befindet, als bei umgekehrter Lage der physiologischen Elektroden. Es geht schon daraus mit großer Wahrscheinlichkeit hervor, daß wir es hier nicht etwa mit einer direkten Reizung der Myoïde zu thun haben, sondern eher mit einer Reaktion des ganzen Tieres. Ganz streng beweisen läßt sich die Richtigkeit dieser Ansicht allerdings erst bei den Vorticellinen. Setzen wir sie aber hier schon als zutreffend voraus, so fragt sich nun weiter, erfolgt die Erregung an der Anode oder Kathode, oder anders gesagt, ist das hintere oder vordere Körperende (Peristom) der empfindlichere Teil?

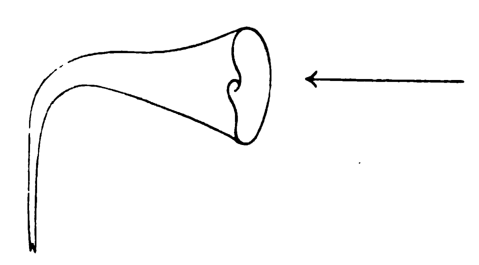


Fig. 6. Stentor (schematisch) in rechtwinkliger Stellung.

Die Lösung dieser Aufgabe bereitete hier insofern weniger Schwierigkeiten wie bei anderen Infusorien, als man sehr häufig einen Stentor fand, der durch ein seiner geraden Ausdehnung im Wege stehendes Hindernis

gezwungen war, sein vorderes Körperende in einem ungefähr rechten Winkel zum Stielende auszustrecken, so daß, wenn ersteres quer durchströmt wurde, letzteres zugleich in Längsrichtung von demselben Strom getroffen werden mußte. In diesem Falle zeigte sich nun, daß die Reaktion erst auf relative stärkere Ströme eintrat, als wenn umgekehrt der Peristomteil von einem absteigenden Längsstrom getroffen und das Stielende quer durchströmt wurde.

Hiermit dürfte der Beweis erbracht sein, daß die Reaktion des Stentors abhängig ist von der Erregung des Peristoms, da das rechtwinklig zum Peristomteil stehende Stielende auf Längsdurchströmung nicht früher reagiert als der das Peristomende treffende Querstrom zur Wirkung gelangt, während der im Peristomteil absteigende Längsstrom auch in dieser Stellung keine veränderte Reizschwelle erkennen läßt.

Aber auch am Peristomteil ließ sich noch eine feinere Differenzierung durchführen. Ich sah nämlich, daß bei Querdurchströmung bei einer größeren Entfernung der sekundären Spirale eine Reaktion noch dann auslösbar war, wenn die Oeffnung des Peristoms im Momente der Reizung der Anode zugekehrt war, nicht aber, wenn die Anode der gegenüber der Peristomöffnung befindlichen Längsseite zugekehrt war, wie es beistehende Figur veranschaulichen soll.

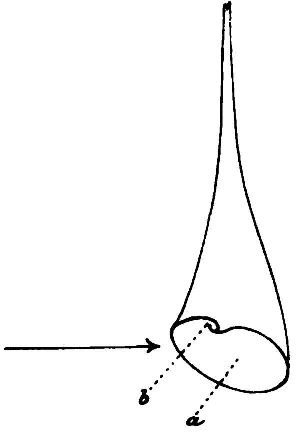


Fig. 7. Stentor, querdurchströmt. *a* Peristom, *b* Zellmund.

Da bei diesen Versuchen die Peristomrandwimpern in gleicher Weise vom Strome getroffen werden mußten, mochte die Anode rechts oder links liegen, die Reaktion aber nur dann früher erfolgte, wenn der Strom direkt in die Peristomöffnung hineinging, so geht ferner daraus hervor, daß nicht die Peristomrandwimpern eine größere Reizbarkeit besitzen, wohl aber die Peristomöffnung, d. h. der Zellmund.

Auch die Schrägdurchströmung mit Oeffnungs- und Schließungsinduktionsströmen bestätigte die Gesetzmäßigkeit der früher eintretenden Wirkung des absteigenden, gegen die Peristomöffnung gerichteten Stromes.

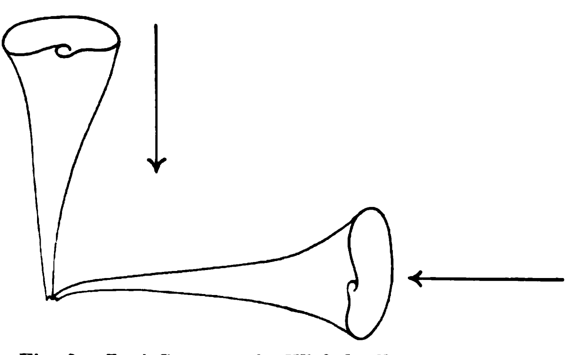
Dagegen war es nicht möglich, eine polare Verschiedenheit der Wirkung der Induktionsschließungsströme bei Querdurchströmung wahrzunehmen, denn diese kamen überhaupt erst bei sehr beträcht-

licher Verringerung des Spiralenabstandes zur Wirkung, so daß eine feinere Abstufung der Stromstärke nicht ohne weiteres möglich war.

Schließlich bemerke ich noch, daß ich, um meiner Sache völlig sicher zu sein, diese Versuche des öfteren, doch stets mit dem gleichen Ergebnis, angestellt habe. Besonders beweisend war folgender Versuch:

Der Zufall führte mir zwei nebeneinander an einer Pflanzenwurzel festsitzende Stentoren zu Gesicht, die sich teils in gleichen, teils in mehr oder minder winkligen Richtungen zu einander auszustrecken pflegten, so daß an ihnen genaue Kontrollversuche über die verschiedene Wirksamkeit bei Längs-, Quer- und Schrägrichtung des Stromes angestellt werden konnten.

Hatten sich z. B. beide mit ihren Längsachsen gerade in die Stromesrichtung gestellt, so erfolgte bei beiden bei einem Rollenabstand von 22 cm nur auf jeden absteigenden Oeffnungsstrom die erste Reaktion. Neigte sich aber bei gleicher Anordnung der eine so, daß sein Peristomteil quer vom Strome getroffen wurde, so erfolgte nur bei dem in gerader Richtung verbliebenen Stentor eine Reaktion; drehte man bei solcher Stellung den Hartgummiring des Reizkästchens um 90°, so daß die Stromesrichtungen bei beiden Tieren vertauscht wurden, so erfolgte nur bei dem anderen Tier, dessen Peristom ja jetzt vom absteigenden Längsstrom getroffen wurde, eine Reaktion, während das andere die Querdurchströmung unbehelligt ließ. Dieselben Resultate erzielte ich auf gleiche Weise bei Schräg- und Querdurchströmung, wobei jedesmal nur der schräg durchströmte Stentor, dessen Peristom aber an der Anode liegen mußte, reagierte. Eine Reaktion auf aufsteigende Induktionsöffnungsströme trat jedesmal bei beiden zugleich auf, gleichviel welche Lage sie eingenommen hatten (in meinem Falle bei einem Rollenabstand von 18 cm).


Fig. 8. Zwei Stentoren in Winkelstellung zu einander.

Die Zahlenverhältnisse für die Reizschwelle bei Längs-, Quer- und Schrägdurchströmung sind ersichtlich aus nachstehendem Proto-

koll, das die Resultate der verschiedenen Reizwirkungen auf einen einzelnen Stentor wiedergiebt, wobei bemerkt werden soll, daß ich analoge Resultate an einer großen Reihe dieser Versuchstiere erzielt habe.

Protokoll über die Reaktionen (Schwellenwerte) von Stentoren.

a) Auf Induktionsöffnungsströme.

1) Bei Längsdurchströmung:

Abstand d. sekundären Spirale von d. primären	↓	↑
23 cm	Erste Reaktion	
18 „		Erste Reaktion

2) Bei Querdurchströmung:

	Anode vor der Peristomöffnung	Kathode vor der Peristomöffnung
18 cm	Erste Reaktion	
17 „		Erste Reaktion

3) Bei Schrägdurchströmung:

	Anode schräg vor d. Peristomöffnung	Kathode schräg vor d. Peristomöffnung
22 cm	Erste Reaktion	
18 „		Erste Reaktion

b) Auf Induktionsschließungsströme.

1) Bei Längsdurchströmung:

Abstand d. sekundären Spirale von d. primären	↓	↑
13 cm	Erste Reaktion	
11 „		Erste Reaktion

2) Bei Querdurchströmung:

	Anode vor der Peristomöffnung	Kathode vor der Peristomöffnung
11 cm	Erste Reaktion	Erste Reaktion

3) Bei Schrägdurchströmung:

	Anode schräg vor d. Peristomöffnung	Kathode schräg vor der Peristomöffnung
13 cm	Erste Reaktion	
11 „		Erste Reaktion

Aus vorstehenden Versuchen ergiebt sich also, daß jeder wirksame elektrische Reiz stets dieselbe Reaktion, eine mehr oder minder dauernde Kontraktion des Stentors hervorruft, daß ferner innerhalb der verschiedenen Stromesrichtungen, der Längs-, Quer- und Schrägrichtung, sich deutlich eine polare Differenz der Wirkung der Induktionsöffnungs- wie -schließungsströme geltend macht, indem das Tier schon auf einen relativ weniger intensiven Reiz reagiert, wenn

die Anode an der Peristomöffnung liegt, gleichgiltig, an welcher Stelle sich die Kathode befindet.

Es dürfte demnach die Annahme berechtigt sein, daß der Zellmund (die Peristomöffnung) die elektrisch reizbarste Stelle des Körpers darstellt, und daß die Erregung des Tieres an der Anode erfolgt. Ein weiterer Beweis dafür ergiebt sich aus der Wirkung der Induktionsströme auf die Wimperbewegung.

Diese Untersuchungen konnten nur an dem kontrahierten Tiere vorgenommen werden, da sich, wie schon erwähnt, das Peristom bei der momentan erfolgenden Zusammenzuckung sofort einstülpt und erst im Zustande der Kontraktion als eine kreisförmige Wimperreihe wieder zu sehen ist.

Während ich nun einen Einfluß selbst starker Ströme auf die Wimpern an der Längsseite des Körpers nicht zu konstatieren vermochte, wurde ich bald gewahr, daß die Peristomwimperreihe des durch die fortgesetzten Reizungen maximal kontrahierten Stentors auf Induktionsöffnungsschläge von der Stärke der eben wirksamen Querströme jedesmal ihren Wimperschlag beschleunigte, doch schon nach wenigen Augenblicken ihren gewöhnlichen Rhythmus wieder einhielt.

Es erregte nun mein Interesse, zu erfahren, ob sich diese Erscheinungen an dem vom übrigen Körperprotoplasma getrennten Peristom ebenfalls wahrnehmen ließen. Eine solche Trennung ließ sich leichter und bequemer als mit der von Verworn (1889a) angegebenen Operationsmethode mittelst mäßig starken tetanisierenden Induktionsschlägen bewerkstelligen, wobei sich schon sehr bald das Protoplasma des kuglig kontrahierten Stentors an einer Stelle vorbuchtete und allmählich in einzelnen Stücken heraustrat, während das Peristom und seine Wimperbewegung noch längere Zeit erhalten blieb. War dieser Moment erreicht, so wurde der Neef'sche Hammer wieder ausgeschaltet und mit einzelnen Induktionsströmen die Reizungen wieder fortgesetzt. Ich bemerkte nun, daß auf einzelne, allerdings in ihrer Intensität verstärkte Induktionsöffnungsströme der Rhythmus der Cilienbewegung jedesmal lebhafter wurde, aber nur dann, wenn die Anode am Peristom lag, welche Erscheinung erst aufhörte, als auch das völlig separierte Peristom seinem Zerfalle nahe war und mit diesem die Wimperbewegung spontan aufhörte.

Der Versuch hat, wenn wir die Analogien mit der quergestreiften Muskulatur der Wirbeltiere heranziehen dürfen, eine prinzipielle Bedeutung. Zerstören wir dort durch Anätzen oder Verbrennen die

Faserenden an einer Seite, so verliert der elektrische Strom seine Wirksamkeit, wenn die physiologische Kathode am zerstörten Faserende liegt (bei „admortualer“ Richtung). Hier haben wir den analogen Versuch, aber mit dem entgegengesetzten Erfolg: der admortuale Strom ist der wirksame, der abmortuale bleibt unwirksam.

Wir können also aus allen diesen so evidenten Ergebnissen obiger Versuche ohne Zweifel den Schluß ziehen, daß die Reizbarkeit schon in den einzelligen Organismen der Stentoren und per analogiam der übrigen untersuchten Ciliaten eine Differenzierung erlitten hat, indem das Peristom und innerhalb desselben der Zellmund sich elektrischen Reizen gegenüber erregbarer zeigt als die übrigen Teile des Körperprotoplasmas. Zugleich dürfte hierdurch zum ersten Male (vergl. die Einwände Schenk's gegen die Untersuchungen von Verworn, 1897) ein ganz strikter Beweis für das Vorkommen einer erregenden Wirkung der Anode bei (manchen) Protozoen erbracht sein!

IV. Reaktion von Vorticellinen.

Zu den Versuchen diente eine Reihe von Species der großen Gruppe der Vorticellinen, hauptsächlich der Vorticella nebulifera und microstoma, die sich fast an jeder in den drehbaren Reizapparat gebrachten Wasserlinse in reichlicher Menge, meist zu beiden Seiten der Wurzel, befanden. Bei den einzelnen Reizungen mußte streng darauf geachtet werden, daß sich die als Versuchsobjekte gewählten Tiere genau in der Mitte der Stromausbreitung ausstreckten, da sich schon auf die etwas seitwärts stehenden Tiere eine geringere oder gar keine Reizwirkung in der Nähe der Schwelle geltend machte.

Die Reaktion der Vorticellen auf jeden wirksamen elektrischen Reiz äußerte sich in einem plötzlichen Zusammenzucken des ganzen Tieres, also in analoger Weise, wie wir es eben bei den Stentoren gesehen haben. Auch hier konnte man im Augenblicke der Zuckung eine Einstülpung des Peristoms mitsamt seinen Wimpern in das Innere des Köpfchens wahrnehmen, so daß während der ganzen Dauer der Kontraktion die Wimperreihe nicht mehr zum Vorschein kam, während der dünne Stiel sich in demselben Momente spiralig aufwand, in welcher Stellung er je nach der Intensität des Reizes eine kürzere oder längere Frist unbeweglich verweilte. Wartete man nun geduldig einige Zeit, so sah man das Köpfchen wieder allmählich in die Höhe kommen und Peristom und Cilien zugleich entfalten.

Auffallend zeigt sich dabei sofort, daß zur Auslösung der Reaktion relativ starke Ströme nötig waren, daß aber die Reizungen lange Zeit fortgesetzt werden konnten, ohne daß die Erregbarkeit des Tieres wesentlich beeinträchtigt worden wäre.

Differenz bei Quer- und Längsdurchströmung.

Schon bei den ersten Versuchen fand sich, daß in einem Präparate, in dem sich einige Vorticellen in Quer- und Längsstellung zur Stromesrichtung ausgestreckt hatten, bei einer bestimmten Stärke des Oeffnungsinduktionsstromes sich jedesmal nur diejenigen Tiere kontrahierten, die gerade längs durchströmt wurden, während die vom Strome in querer Richtung getroffenen Vorticellen, die auf Erschütterungsreize ebenso prompt reagierten wie alle übrigen, keine Reizwirkung erkennen ließen, auch wenn die Stromstärke gesteigert wurde. Erst als die sekundäre Spirale fast völlig über die primäre geschoben wurde, trat bei meinen Anordnungen gewöhnlich die erste Reaktion in dieser Stellung auf.

Diese Erscheinung konnte man besonders gut an einem einzelnen Tiere wahrnehmen, das sich nach jeder Kontraktion bald in Längs- bald in Querrichtung zum Strome ausstreckte. War eine Reaktion bei Längsdurchströmung erfolgt, so blieb sie sofort aus, wenn sich das Tier in querer Richtung zum Strom wieder ausgestreckt hatte, mochte der Strom von rechts nach links oder umgekehrt hindurchgehen. Dasselbe Resultat konnte man natürlich erzielen, wenn man eine sich stets in gerader Richtung ausstreckende Vorticelle durch eine Drehung des Hartgummiringes von 90° abwechselnd quer- und längsdurchströmte.

Dieses Ergebnis läßt zweierlei Deutungen zu. Es kann nämlich entweder eine direkte Reizung des Stielmyoïds erfolgt sein, welch letzteres analog den Muskelfasern der Wirbeltiere nur bei Längsdurchströmung erregt werden könnte, oder aber die Kontraktion des Stielmyoïds wird auf indirektem Wege vom Köpfchen her erregt. Die Entscheidung in dieser Alternative wurde erbracht durch Versuche an Tieren, deren Köpfchen sich in einem Winkel zum Stiele geneigt hatte.

Hatte sich z. B. das Köpfchen einer in Längsrichtung ausgestreckten Vorticelle zufällig um einen Winkel von ungefähr 90° so zum Stiele geneigt, daß es allein quer durchströmt wurde, so konnte erst bei maximaler Steigerung der Stromesintensität eine Reaktion hervorgerufen werden, während ohne Veränderung der Stromstärke sie sofort zu erzielen war, wenn man die Elektroden in die Längsachse des Köpfchens brachte, oder wenn sich umgekehrt das Köpfchen spontan in gerader Lage zurückbegeben hatte. Selbst langsam frei umherschwimmende Vorticellen, die noch ihren Stiel besaßen, zeigten eine Reaktion nur unter denselben Bedingungen wie die festsitzenden Tiere.

Es kann hiernach kein Zweifel bestehen, daß, wenigstens bei den von mir benutzten Stromstärken, die Reaktion vom Köpfchen ausging.

In Uebereinstimmung damit steht das Ergebnis des folgenden Versuches:

Bringt man ein Präparat unter eine Glasglocke, in die aus einem Kipp'schen Apparate Kohlensäure einströmt, und reizt man nach einer ungefähr 15 Minuten währenden Einwirkung dieses Gases wiederum mit Induktionsschlägen, so sieht man an den anfangs wie gelähmt erscheinenden Tieren nach einer Erholungspause von einigen Minuten etwas verlangsamte Zuckungen eintreten, die aber nur auf das Köpfchen und den unmittelbar daran befindlichen Teil des Stieles beschränkt sind. Wurden schon vor der Einwirkung der Kohlensäure Reizversuche gemacht, so bemerkt man außerdem, daß nun etwas stärkere Ströme nötig sind, um noch diese Reaktionen (bei Längsrichtung des Stromes) zu erzielen.

Polare Differenz der Reizwirkung.

Auf Grund analoger Erscheinungen an den bereits besprochenen Ciliaten mußte man weiterhin annehmen, daß die Ursache der früheren Wirksamkeit des Längsöffnungsinduktionsschlages auf einer höher entwickelten Reizbarkeit des Peristoms beruhe, das auf den Reiz zuerst reagiere und eine Kontraktion des Köpfchens und des Myoidfadens auslöse. Da diese Annahme, wie wir früher gesehen haben, vor allem aus der konstanten Erscheinung resultierte, daß diejenige Stromesrichtung die früher wirksame ist, bei der die Anode am Peristom gelegen ist, so lag es nahe, zu untersuchen, ob sich auch bei den Vorticellen eine polare Differenz der Stromeswirkung in der Nähe der Schwelle geltend machte.

Es ergab sich nun auch hier ein deutlicher Unterschied, jedoch mit der auffallenden Abweichung, daß diejenige Längsdurchströmung früher von einer Reaktion begleitet war, bei der die Anode am Stielende, die Kathode am Peristom lag, wenn also der Strom aufsteigend war. Bei Querdurchströmung ließ sich ein Unterschied niemals erkennen.

Am deutlichsten konnte man die Differenz der Schwellenwerte an Vorticellen beobachten, die horizontal zu beiden Seiten einer Wasserlinsenwurzel lagen. Hier durften sich bei einem gewissen Spiralenabstande nur diejenigen Tiere kontrahieren, die bei Längsdurchströmung in aufsteigender Richtung getroffen wurden, während die entgegengesetzt stehenden Vorticellen von dem absteigenden

Längsstrom unbeeinflußt bleiben mußten. Nach Umlegung der Wippe mußte sich dann das entgegengesetzte Verhalten einstellen. Zahlreiche derartige Versuche an verschiedenen Species stellten die Regelmäßigkeit dieser Erscheinung unwiderleglich fest, nur mußte immer die Bedingung erfüllt sein, daß sich die Vorticellen in genau paralleler Richtung zur Stromrichtung befanden. Hatte sich nun eine gerade ausgestreckte Vorticelle um einen Winkel von ungefähr 45° zur Stromesrichtung gedreht, oder hatte nur das Köpfchen zu dem in Längsrichtung zum Strome verbleibenden Stiele eine solche Winkelstellung eingenommen, so blieben an der Schwelle der Wirksamkeit des aufsteigenden Längsstromes die Reaktionen aus und erfolgten erst, wenn die sekundäre Spirale der primären genähert wurde. —

Zur Veranschaulichung der Zahlenverhältnisse für die Reizschwelle der Induktionsöffnungsschläge dürfte nachstehendes Protokoll hinreichend sein, da alle übrigen Versuche relativ dasselbe Ergebnis hatten. Bemerkt sei noch, daß auf Induktionsschließungsströme selbst bei Annäherung der sekundären Spirale auf Null noch keine Reizwirkung zu beobachten war, weshalb sie hier unberücksichtigt bleiben müssen.

Protokoll
über die Reaktionen (Schwellenwerte) von Vorticella (microstoma).

1) Bei Längsdurchströmung:

Abstand der sekundären Spirale	↓	↑	
9 cm	keine Reaktion	Reaktion	jedoch nur bei den parallel zur Stromrichtung stehenden Tieren, bez. Köpfchen
8,5 „	„ „	„	
8 cm	Reaktion		
		Reaktion	auch bei den in einem Winkel bis 45° zur Stromrichtung stehenden Vorticellen, bez. Köpfchen.
7 cm	Reaktion		

2) Bei Querdurchströmung:

	Anode rechts	Anode links
2 cm	Reaktion	Reaktion.

Wir sehen also, daß auch bei Vorticellen die Schwellenwerte der Induktionsöffnungsschläge je nach der Richtung, in der sie das Köpfchen durchströmen, eine bestimmte Differenz aufweisen, daß der aufsteigende Längsstrom etwas früher zur Wirkung kommt als der absteigende, und daß bei Querdurchströmung erst bei bedeutender Verstärkung der Stromesintensität die erste Reizwirkung aufzutreten pflegt.

Sehr auffallend freilich ist, wie schon erwähnt, der Umstand, daß, entgegengesetzt den Ergebnissen bei den übrigen Infusorien, der aufsteigende Längsstrom der früher wirksame ist, so daß dadurch meine Annahme, daß das Peristom der Infusorien eine höher entwickelte Reizbarkeit besitze, eine Ausnahme zu erleiden scheint. Daß aber trotzdem meine Annahme zu Recht besteht, dürfte aus folgenden, durch Beobachtung des Effektes mechanischer Reizung gefundenen Thatsachen hervorgehen. Kam nämlich irgend ein anderes Infusorium in direkte Berührung mit dem Stiel oder den Längsseiten des Köpfchens einer Vorticelle, oder sogar mit den quer zur Körperachse ausgestreckten Cilien, so sah man niemals eine Kontraktion erfolgen, selbst wenn der Stiel durch den Anstoß umgebogen wurde. Wohl aber zuckte das Tier sofort zusammen, wenn ein Infusorium zufällig dem geöffneten Peristome, d. h. dem Peristominneren (Zellmund) zu nahe kam. Es besteht daher kein Grund, eine höher entwickelte Reizbarkeit des Peristoms der Vorticellen zu bezweifeln, und man muß diese auffallende Erscheinung der elektrischen Reizwirkung als eine Thatsache betrachten, deren Erklärung vorerst in befriedigender Weise noch nicht zu geben ist.

Ein Vergleich allerdings mit der verschiedenen Wirksamkeit der galvanischen Reizung auf Protisten, insbesondere auf Ciliaten, die nur teilweise mit dem Pflüger'schen Gesetze der polaren Erregung übereinstimmt, andererseits gerade das entgegengesetzte Verhalten äußert, läßt die Annahme als möglich erscheinen, daß auch einzelne Induktionsströme, wenigstens an der Schwelle ihrer Reizwirkung, nicht in gleicher Weise auf alle einzelligen Organismen, insbesondere Ciliaten, einwirken, indem die Erregung bald von der Anode, wie wir bei den Paramaecien, den beiden Hypotrichen und den Stentoren gesehen haben, bald von der Kathode, wie bei den Vorticellen, auszugehen scheint. Diese Annahme muß freilich vorerst noch als hypothetisch betrachtet werden, denn erst eingehendere Versuche an noch anderen geeigneten Objekten dürften unter Würdigung dieses Resultates in Zukunft einen befriedigenderen Aufschluß geben.

Schluß.

Schon bei bloßer mikroskopischer Beobachtung erkennt man, daß die Reaktionen der Infusorien auf einzelne Induktionsströme übereinstimmen mit den Reaktionen, die auf wirksame mechanische Reize erfolgen. Ganz offen ist dies ersichtlich bei dem Zurückzucken der Oxytrichen und Stylonychien, sowie bei der Kontraktion der

Stentoren und Vorticellinen. Nur die Paramaecien zeigen, wie schon bemerkt wurde, ein scheinbar davon abweichendes Verhalten.

„Die spontane Bewegung treibt sie gewöhnlich mit mehr oder weniger großer Geschwindigkeit nach vorwärts, nur von Zeit zu Zeit führen sie kurze einzelne Wimperschläge in entgegengesetzter Richtung aus, ohne aber eine längere Strecke rückwärts zu schwimmen“ (Verworn 1889a); auf einen Berührungsreiz erfolgt sofort ein Schlag der Körperwimpern in der der normalen entgegengesetzten Richtung, welcher dem Protist einen kurzen Stoß nach rückwärts giebt oder es einen Augenblick „stutzen“ läßt. Sofort nach diesem Ruck schwimmt das Infusor wieder in anderer Richtung vorwärts (Verworn 1889a, Jennings 1900). Auf stärker wirksame Induktionsöffnungsströme hingegen macht es, wie ich oben gezeigt habe, eine plötzliche rasche Bewegung nach vorwärts, auf schwächere, eben wirksame, aber eine geringe, gerade noch wahrnehmbare Rückwärtsbewegung.

Dieselben Reaktionen wie auf stärkere elektrische Reize sah ich nun auch auf starke Erschütterungsreize, etwa auf einen Schlag auf den Untersuchungstisch, eintreten, ja auf weniger heftige Erschütterung konnte ich an einem ruhig daliegenden Paramaecium sogar ebenfalls nur eine geringe Rückwärtsbewegung konstatieren. In einem Falle nun, wo das Vorderende eines solchen Tieres an das Peristom eines anderen stieß, bemerkte ich, daß das erstere sich rasch zurück-, dann erst wieder nach vorwärts wandte, während das am Peristome berührte plötzlich eine kurze Strecke vorwärts schnellte, hierauf aber sofort wieder in seine gewohnte Bewegung verfiel. (Dieselbe Reaktion, wie die letztere, zeigte sich bekanntlich bei den Reizversuchen mit Induktionsströmen.)

Daraus geht hervor, daß auch die Reaktionen der Paramaecien auf verschieden starke Induktionsströme völlig übereinstimmen mit der Wirkung von mechanischen Reizen, wenn diese das Peristom treffen.

Wie nun die Reaktionen der Infusorien auf jeden wirksamen mechanischen Reiz nur als eine indirekte Erregung der motorischen Organoïde von bestimmten Punkten der Körperoberfläche her[1]) an-

---

1) Verworn (1889a, p. 136 u. fgd.) gebraucht für diese Art der Reaktion den Ausdruck „Reflexbewegung“. Die obige Bezeichnung „indirekte Erregung“ wäre vielleicht deshalb vorzuziehen, weil mit dem Begriff „Reflex“, der aus Erfahrungen an höheren Tieren gewonnen wurde und eigentlich einen bestimmten terminus technicus für ganz specielle Vorgänge bei diesen Tieren darstellt, eine Anzahl von Vorstellungen mit herübergenommen werden, die für die Einzelligen

zusehen sind, so handelt es sich bei den völlig gleichartigen Reaktionen auf Induktionsströme ebenso nur um indirekte Erregungen. Unmittelbar bewiesen wird dies durch die beschriebenen Versuche an Vorticellen und Stentoren, auf die weiter unten noch einmal Bezug genommen werden soll.

Bei den obigen Versuchen, die Schwellenwerte der elektrischen Reizwirkungen an verschiedenen Infusorien festzustellen, hatte ich gefunden, daß die Reaktionen dieser einzelligen Organismen (vornehmlich auf Induktionsöffnungsschläge) nur dann auszulösen waren, wenn das Tier eine bestimmte Lage zur Stromesrichtung eingenommen hatte. Auf Grund der auffallenden Erscheinungen an Paramaecien, den Hypotrichen und den Stentoren hatte ich angenommen, daß die Lage der Anode am Peristome das ausschlaggebende Moment der Reaktion sei. Durch die von mir später gefundene Differenz der Schwellenwerte bei Querdurchströmung der Stentoren kam ich vollends zu der Ueberzeugung, daß nicht das Peristom als solches, sondern der innerhalb desselben gelegene Zellmund eine höher entwickelte Reizbarkeit als der Peristomrand bezw. dessen Wimpern besitzen müsse, da nur dessen direkte Reizung die leichtere Reaktion verursachte.

Zur Begründung dieser Ansicht kann ich jetzt auf Grund vergleichender Beobachtung der Lebensvorgänge der Infusorien noch folgendes nachtragen.

Schon bei den Vorticellen habe ich erwähnt, daß jeder Berührungsreiz, der das Innere des ausgestreckten Peristoms traf, eine sofortige Zuckung zur Folge hatte, während Berührungsreize des Körpers, Stieles oder der Cilien keine gesetzmäßige Reaktion erkennen ließen.

Genau dieselben Erscheinungen konnte ich an dem großen Material von Stentoren, das mir zur Verfügung stand, stets wahrnehmen, sobald ich mein Augenmerk darauf gerichtet hatte. Dabei bemerkte ich, daß ganz oberflächlich das Peristominnere treffende Berührungsreize nur von einer kurzen Erregung des Peristoms allein begleitet waren, indem der vordere Teil des Tieres dadurch, daß die Peristomrandwimpern in entgegengesetzter Richtung einen Augenblick schlugen, zur Seite wich, ohne daß eine Kontraktion der Myoïde ausgelöst wurde. Auch auf ganz schwache elektrische Reize

---

vielleicht gar nicht zutreffen, nämlich Leitung der Erregung von dem sensiblen Organoïd zu einem Centralorgan und erst von diesem zu den motorischen Organoïden.

beobachtete ich manchmal derartige Reaktionen, ohne sie aber in gesetzmäßiger Weise wiederholen zu können. Auch VERWORN (1889a, p. 89) beschrieb derartige Erscheinungen an Stentoren auf schwache Berührungsreize des Peristoms, ohne aber die Stelle der Berührung, ob Cilien oder Peristomöffnung, genauer festzustellen.

Diese Betrachtungen dehnte ich noch auf Oxytrichen und Paramaecien aus. Beobachtete ich längere Zeit eine der in großer Menge in meinen Infusionen enthaltenen Oxytrichen, indem ich den Objektträger ihren Bewegungen immer nachrückte, so ward ich bald gewahr, daß das Tier bald nach rechts oder links, hauptsächlich nach vorwärts strebte, ohne durch einen aktiven oder passiven Anstoß mit den Wimpern einer anderen Oxytriche oder eines anderen Ciliaten überhaupt sich wesentlich beeinträchtigen zu lassen. Stieß das Infusorium aber mit seinem Peristome irgendwo an oder berührte ein anderes Tier dasselbe, so erfolgte sofort die typische Reaktion (Zurückzucken) durch das Schlagen seiner Sprungwimpern nach vorn, also dieselbe Reaktion, wie wir sie auf elektrische Reizung schon kennen gelernt haben. Die Beobachtungen der Reaktionen von Paramaecien auf Berührungsreize, die das Peristom direkt treffen, habe ich schon bei der Erörterung der verschiedenen Bewegungsweisen dieses Tieres erwähnt.

Aus diesen Erscheinungen können wir wohl mit demselben Recht wie aus denen, die uns die Wirkungsweise der Induktionsströme im Vorhergehenden offenbarte, den Schluß ziehen, daß die Reaktionen der Ciliaten auch bei mechanischer Reizung schon auf schwächer wirkende Reize erfolgen, wenn letztere die Peristomöffnung direkt erregen, als wenn der Reiz irgend eine andere Körperstelle trifft. Wenn JENNINGS (1900, S. 256) das vordere Körperende für die erregbarste Stelle der Körperoberfläche hält, so kann ich ihm auf Grund meiner Versuche und Beobachtungen nicht beistimmen. Ueberhaupt halte ich es nicht für möglich, bei der von ihm verwendeten Reizmethode einen Berührungsreiz so genau zu lokalisieren, als es für die Begründung seiner Behauptung nötig ist.

Durch diese Erörterung dürfte auch die Frage angeschnitten sein, ob die Cilien der Infusorien überhaupt als „Sinnesorganoïde“ zu betrachten seien, wie es GÉZA ENZ (1888) und BÜTSCHLI annehmen, oder ob sie nur motorische Funktionen zu erfüllen haben. VERWORN (1889a, S. 208), der zwar die Peristomwimpern der Ciliaten für höher differenziert hält als die übrigen Körperwimpern

(eine Ansicht, der auch ich anfangs beipflichtete, als ich den eigentlichen Grund für die Gesetzmäßigkeit der feinen Differenzen der elektrischen Reizschwellen noch nicht gefunden hatte), bestreitet dagegen (S. 129), daß die langen, gerade ausgestreckten, über den ganzen Körper des Stentors Roeselii zerstreuten Wimpern für Tastborsten zu halten seien, da er nie eine Reaktion des Tieres auf Berührung derselben eintreten sah. (Diese Wimpern dürften nach meiner Beobachtung vornehmlich dazu dienen, den auf schlankem Stiele ausgestreckten Stentor in dieser Stellung zu halten.) Im übrigen dürfte die mindere Reizbarkeit der Cilien gegenüber der Peristomöffnung genügend aus obigen Versuchen und Betrachtungen hervorgehen, bei denen wir gesehen haben, daß die Cilien, wenngleich sie dem Reize direkt ausgesetzt waren, doch keine Reaktion auszulösen vermochten, während bei gleicher Reizschwelle das direkt getroffene Peristom prompt die Reaktion verursachte.

Als weitere Beweise mögen noch folgende Beobachtungen dienen:

Reizte ich die einzelnen Versuchsobjekte mit relativ starken tetanisierenden Induktionsströmen, wie ich es bei den Stentoren schon beschrieben habe, so erfolgte bei allen Infusorien mit Ausnahme der Vorticellen im Zustande maximaler Kontraktion sehr bald eine Ausbuchtung des Protoplasmas, das bei weiterer Reizung sich daraus allmählich entleerte. Schaltete ich nun den Neef'schen Hammer wieder aus und reizte wieder mit einzelnen Induktionsströmen ein noch erhalten gebliebenes Protoplasmastück, das mit noch schlagenden Wimpern behaftet war, so vermochte ich selbst nicht bei maximaler Steigerung der Reizintensität irgend eine Erregung der Cilien oder des Protoplasmateilstückes zu erkennen. Bei den Stentoren dagegen beruhte die noch mögliche Erregung der Cilien auf der direkten Reizung des noch nicht abgestorbenen Peristoms, bezw. Zellmundes und ist daher als eine indirekte anzusehen. Die Vorticellen bedürfen anscheinend zu diesen Zwecken eine noch größere Reizintensität als bei meiner Anordnung (2 Grove) erzeugt werden konnte.

Ebenso wie die Reaktion der Ciliaten bei den von mir benutzten Stromstärken nicht durch direkte Erregung ihrer Wimpern ausgelöst wird, erfolgt eine solche Reaktion auch nicht bei direkter Reizung der Myoïde.

Den deutlichsten Beweis dafür haben wir schon oben, vor allem bei den Versuchen an den Vorticellen mit seitlich geneigtem Köpfchen gefunden, deren Myoïdfaden direkt der Reizung ausgesetzt war, aber

erst dann reagierte, wenn auch das Köpfchen beeinflußt wurde, und an dem rechtwinklig ausgestreckten Stentor gesehen. Hier konnte das Stielende mit seinen Myoïden allein gereizt werden, auch ohne daß seine Reaktionen von denen des Peristomendes hätten abhängig sein müssen. Diese Versuche haben aber deutlich gezeigt, daß eine direkte Erregung der Myoïde dabei nicht erfolgt, daß vielmehr die Kontraktionen der Myoïde mit der direkten Reizung des Peristoms in Beziehung stehen und als Teilerscheinung der ganzen Zellreaktion (Veränderung des Wimperschlages, Einstülpung des Peristoms) aufzufassen sind.

Ueber die eben angeführten Schlüsse hinaus lassen sich allgemeine Folgerungen aus den besprochenen Experimenten schon deswegen nicht ableiten, weil sich die Versuche nur auf wenige Objekte des ungeheuren Infusorienheeres erstrecken, die mir eben gerade zugänglich waren, und weil nicht einmal die Ergebnisse an diesen wenigen Ciliaten vollständig harmonierten.

Gerade die Erwägung dieses Umstandes drängt zu weiteren ausgedehnten Versuchen besonders an solchen einzelligen Organismen, die ein Peristom besitzen, denn erst auf Grund zahlreicher derartigen Versuche kann die richtige oder wenigstens eine befriedigendere Erklärung für die Abweichungen gegeben werden.

Vorerst müssen wir uns mit den hier gefundenen Resultaten begnügen, daß die Reaktionen einiger Infusorien auf einzelne Induktionsschläge als Ausdruck indirekter Erregungen der motorischen Organoïde aufzufassen sind, und daß diese Reaktionen in gesetzmäßiger Weise durch eine Reizung der Peristomöffnung, welche für elektrische Reize eine höhere Reizbarkeit besitzt, auszulösen sind.

Als auffallende Erscheinungen müssen wir hinnehmen, daß die Schwelle der Wirksamkeit von Induktionsströmen bei den einzelnen Species der Versuchsobjekte differiert und daß die Erregung zumeist von der Anode, bei einzelnen Arten aber von der Kathode auszugehen scheint.

Was die erste Erscheinung betrifft, so habe ich schon bei der Reaktion der Stentoren auf Grund vergleichender Beobachtung darauf hingewiesen, daß die Höhe jener Schwelle mit dem Volumen des Tieres in einem gewissen Verhältnis zu stehen scheine, indem die Reizbarkeit der Infusorien zugleich mit dem Volumen ihrer Zelle zunehme. Freilich können auch hier erst weitere vergleichende Forschungen sicheren Aufschluß geben.

Zum Schlusse meiner Arbeit erfülle ich hiermit die angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Hering, für die gütige Unterstützung bei der Arbeit, sowie Herrn Privatdocenten Dr. F. B. Hofmamn für die Anregung zu derselben und für die freundliche Unterweisung bei den Versuchen meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Litteraturverzeichnis.

1859 Kühne, Untersuchungen über Bewegungen und Veränderungen der kontraktilen Substanzen. Reichert's Archiv.

1864 Kühne, Untersuchungen über das Protoplasma und die Kontraktilität. Leipzig.

1868 Golubew, Ueber die Erscheinungen, welche elektrische Schläge an den sogen. farblosen Bestandteilen des Blutes hervorbringen. Sitzungsberichte der Wiener Akad., Bd. 57.

1869 Engelmann, Beiträge zur Physiologie des Protoplasma. Pflüger's Archiv, Bd. 2.

1879 Engelmann, Physiologie der Flimmerbewegung. Hermann's Handb., Bd. 1.

1888 Géza Entz, Studien über Protisten. Budapest. Citiert nach Verworn.

1889 Verworn, Die polare Erregung der Protisten durch den konstanten Strom. Pflüger's Archiv, Bd. 45, 46.

1889a Verworn, Psychophysiologische Protistenstudien. Jena.

1890 Kraft, Zur Physiologie des Flimmerepithels bei Wirbeltieren. Pflüger's Archiv, Bd. 47.

1895 Ludloff, Untersuchungen über den Galvanotropismus. Pflüger's Archiv, Bd. 59.

1896 Verworn, Die polare Erregung der Protisten durch den galvanischen Strom. Pflüger's Archiv, Bd. 62, 65.

1897 Schenk, Kritische und experimentelle Beiträge zur Lehre von der Protoplasmabewegung und Kontraktion. Pflüger's Archiv, Bd. 66.

1900 Jennings, Studies, etc. V. On the movements and motor reflexes of the Flagellata und Ciliata. Amer. Journ. of Physiol., Vol. III.

Nachdruck verboten.

Das Sauerstoffbedürfnis des Nerven.

Von Dr. Hans von Baeyer,
Assistent am physiol. Institut in Göttingen.
(Aus dem physiologischen Institut der Universität Göttingen.)

Mit 2 Abbildungen.

(Der Redaktion zugegangen am 31. Juli 1902.)

Bekanntlich haben alle Versuche, an der Nervenfaser unter normalen Bedingungen Ermüdungserscheinungen zu finden, ein negatives Resultat ergeben, während auf der anderen Seite aus allgemein physiologischen Gründen zu erwarten ist, daß der Nerv, wie jede andere Form der lebendigen Substanz, unter geeigneten Bedingungen auch ermüdbar sein muß. Die Thatsache, daß die Erschöpfung der Ganglienzelle, wie die neueren Untersuchungen [Verworn [1]), Winterstein [2]), Baeyer [3])] zeigen, in erster Linie durch Mangel an Sauerstoff bedingt ist, mußte den Gedanken nahe legen, daß auch an den Nervenfasern entsprechende Verhältnisse bestehen, mit anderen Worten, daß auch beim Nerven eine Lähmung durch Thätigkeit zu erwarten ist, wenn es bei ihm gelingt, den Wiederersatz von Sauerstoff zu verhindern. Keine der bisherigen Untersuchungen über die Ermüdung des Nerven hat auf dieses Moment Rücksicht genommen.

1) Verworn, Ermüdung, Erschöpfung und Erholung der nervösen Centra des Rückenmarkes. Arch. f. (Anat u.) Physiol. Supplementbd. 1900, p. 152.

2) H. Winterstein, Ueber die Wirkung der Wärme auf den Biotonus der Nervencentren. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 1, 1902, p. 129.

3) H. v. Baeyer, Zur Kenntnis des Stoffwechsels in den nervösen Centren. Zeitschr. f. allg. Physiol. I, 1902, p. 265.

Da der Nerv bei seiner Thätigkeit an der atmosphärischen Luft keine Ermüdung zeigt, so entstand zunächst die Frage, ob die Funktion der Nervenfaser überhaupt vom Sauerstoff abhängig ist. Ueber diese Frage liegen nur die alten Arbeiten von RANKE und EWALD vor. RANKE[1]) gab im Jahre 1868 an, daß der Wasserstoff völlig unschädlich sei für die Nervenfaser und daß der Nerv weder in einer reinen Kohlensäure- noch in einer Wasserstoffatmosphäre durch Sauerstoffmangel gelähmt wird. Die Beobachtung in Wasserstoff erstreckte sich nur über 2 Stunden und 10 Minuten.

Ferner fand RANKE, daß bei Reizung in Wasserstoff der Nerv länger aushält als bei Reizung in Sauerstoff. Da er indessen keine Angaben macht, wie er diese Untersuchungen angestellt hat, so ist nicht ersichtlich, worin dieses befremdliche Resultat seinen Grund hat. RANKE beschrieb ferner, ebenso wie FUNKE[2]) und HEYNSIUS[3]), daß die Nervenfaser bei der Thätigkeit saure Reaktion annimmt und schließt daraus auf einen Stoffwechsel und somit auf einen Sauerstoffbedarf des Nerven. Indessen ist diese saure Reaktion des Nerven nach Thätigkeit keine unbestrittene Thatsache. Sie wurde von LIEBREICH[4]) und HEIDENHAIN[5]) in Abrede gestellt.

EWALD[6]) hat im selben Jahr wie RANKE bei einer vergleichenden Untersuchung über das Verhalten der Nervenfaser in Sauerstoff, in Wasserstoff und im Vakuum, einen zeitlichen Unterschied in der Abnahme der Erregbarkeit des Nerven nicht finden können und schloß daraus, daß der Nerv von der Sauerstoffzufuhr unabhängig sei. Es ist auffällig bei EWALD's Versuchen, daß der Nerv in Sauerstoff nur 7 Stunden lebte (Absterben der Nervenendigungen?). Leider scheint EWALD auch nicht geprüft zu haben, ob sich der Nerv, der sich im Vakuum oder im Wasserstoff befand, nicht an der Luft wiedererholte. Die Versuche EWALD's haben bisher keine Nachprüfung erfahren. Es schien daher zunächst unbedingt notwendig, von den obigen Gesichtspunkten ausgehend, die wichtige Frage, ob der Nerv in der That von der Sauerstoffzufuhr unabhängig ist, einer erneuten Untersuchung zu unterwerfen. Die Ergebnisse derselben sollen im Folgenden mitgeteilt werden.

---

1) J. RANKE, Die Lebensbedingungen der Nerven. Leipzig, W. Engelmann, 1868.

2, 3, 4, 5) Siehe HERMANN's Handbuch, Bd. 2, 1. T., 4. Kap. 1, p. 137, 1879.

6) EWALD, Ueber die Unabhängigkeit des thätigen Nerven vom Sauerstoff. PFLÜGER's Arch. Bd. 2, 1869, p. 142.

Gasdarstellung.

Da die Versuche über den Sauerstoffbedarf des Nerven in Gasen angestellt werden sollten, galt es zuerst, ganz reine Gase zu gewinnen.

Die Herstellung von vollkommen reinem Stickstoff in größeren Quantitäten bietet große Schwierigkeiten. Für die ersten Versuche wurde der Stickstoff aus 1 Teile Ammoniumnitrit, 1 Teile Chlorammonium, 1 Teile Kaliumbichromat uud 5 Teilen Wasser gewonnen, indem dieses Gemenge gelinde bis zum Beginn der Gasentwickelung erwärmt, dann das Gas in einem Glasgasometer aufgefangen und vor dem Gebrauch mit verdünnter Schwefelsäure und Kalilauge gewaschen wurde. Der auf diese Weise dargestellte Stickstoff ist mit beträchtlichen Mengen von Stickoxyden verunreinigt. Dasselbe ist der Fall, wenn man äquimolekulare Mengen von Kaliumnitrit und Chlorammonium in Wasser gelöst, erwärmt. Als beste Methode, nachdem noch verschiedene andere versucht waren, erwies sich das folgende, mir von Herrn Dr. Manchot empfohlene Verfahren. Ich möchte nicht verfehlen, an dieser Stelle ihm für seinen wertvollen Ratschlag meinen besten Dank zu sagen. Als Ausgangsmaterial wurde der aus der Luft gewonnene Stickstoff von Dr. Elkan (Berlin), der etwas Sauerstoff enthält, benutzt. Um den Stickstoff vom Sauerstoff zu befreien, wurde ein Glasgasometer mit diesem Gasgemisch gefüllt und ein Gemisch von 1 Liter Seignettesalz (30-proz. Lösung) 200 ccm Ferrosulfat (40-proz. Lösung) und 200 ccm Kalilauge (60-proz. Lösung), hinzugefügt. Mit diesem Gemisch wurde das Gas einige Stunden lang öfters durchgeschüttelt. Vor dem Gebrauch wurde das Gas aus dem Gasometer durch zwei mit obiger Ferrolösung gefüllte Waschflaschen hindurchgeleitet.

Der Wasserstoff wurde aus reinstem Zink (1 Tropfen Platinchlorid) und 7-proz. Schwefelsäure unter steter Abkühlung im Kipp'schen Apparat entwickelt, durch Bleiessig und alkalische Permanganatlösung geleitet, in einem Glasgasometer aufgefangen und beim Gebrauch des Gases nochmals mit Bleiessig und alkalischer Permanganatlösung gewaschen.

Der Sauerstoff wurde erhalten durch Erhitzen von ungefähr gleichen Mengen von chlorsaurem Kali und Braunstein.

Technik der Versuche in Gasen.

Bei der Leitung der Gase wurde darauf gesehen, daß möglichst wenig Gummischläuche verwandt wurden. Das Gas wurde erst durch Waschflaschen geführt, an deren Einströmungsröhre das Ende in der

Flasche siebförmig gestaltet war, um möglichst kleine Gasblasen zu liefern. Das Gas strich dann durch ein mit wenig Wasser (5 ccm) gefülltes U-Rohr *a*, dessen hinteres Ende zur Kugel erweitert war. Diese Vorrichtung diente dazu, das Gas mit Wasserdampf zu sättigen. Ferner konnte an dieser Stelle das Gas auf die gewünschte Temperatur gebracht werden, indem das U-Rohr in ein Wasserbad von geeigneter Temperatur eingetaucht wurde. Auf das kugelig ausgebauchte Ende des U-Rohres wurde mittels eines Gummistopfens die Gaskammer *b* oder b_1 aufgesetzt, in der die Nerven untersucht wurden. Durch den Stutzen *e* oder e_1 verließ das Gas die Kammer und gelangte durch eine mit sehr wenig Wasser gefüllte Waschflasche ins Freie (ungefähr 1 Blase pro Sekunde). Die Wachsflasche diente als Ventil dafür, daß keine Luft in die Kammer eindringen konnte. Auf die Einströmungsöffnung in der Kammer wurde etwas feuchter Faden gelegt, damit keine Flüssigkeit aus dem U-Rohr in die Kammer gerissen werden konnte.

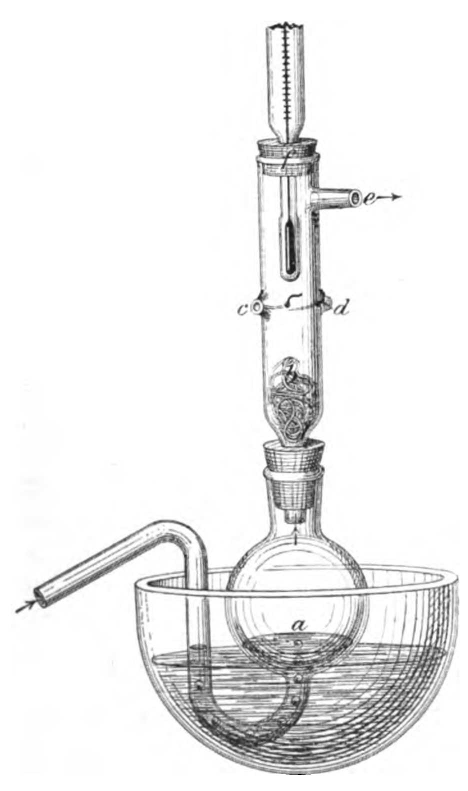


Fig. 1.

An der cylindrischen Kammer selbst befand sich am Boden der Einflußtubus für das Gas und oben seitwärts der Ausflußtubus *e* oder e_1. In der Decke der Kammer war eine Oeffnung *f* oder f_1 angebracht, die dazu diente, ein Thermometer durch einen Gummistopfen in die Kammer zu stecken. Seitwärts, ungefähr in halber Höhe der Kammer befand sich eine Oeffnung (Radius 1—2 mm) mit einem 2—3 mm langen Tubus, durch den der Nerv in die Kammer gezogen wurde. Mit etwas nasser (0,8-proz. Kochsalzlösung) Watte wurde diese Oeffnung, nachdem der Nerv für den Versuch hindurchgezogen war, nach außen gedichtet, wobei ein zu starker Druck auf

den Nerv vermieden wurde. So wurde es möglich, bei dem in der Kammer herrschenden mäßigen Gasdruck jedes Hineintreten von Luft in die Kammer vollständig auszuschließen. Als Elektroden wurden entweder Platinelektroden *d* oder unpolarisierbare Pinselelektroden d_1 benutzt. Die Pinselelektroden wurden durch entgegengesetzt angebrachte Tuben in die Kammer eingeführt und mit Gummiringen abgedichtet.

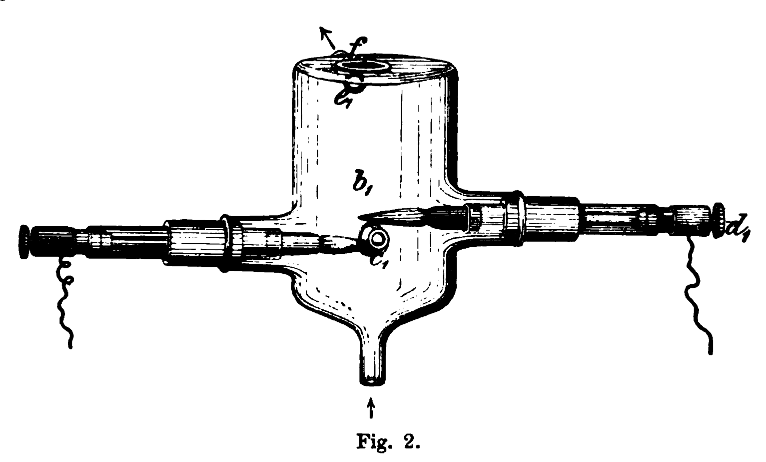


Fig. 2.

Der Reizapparat bestand aus 2 kleinen Trockenelementen und Schlitteninductorium. Rollenabstand gewöhnlich 200 mm. Als Nervmuskelpräparate dienten die bis zum Knie freipräparierten Nervi ischiadici mit dem ganzen, nicht abgehäuteten Unterschenkel von mittelgroßen Esculenten. Es sei übrigens noch besonders hervorgehoben, daß sich der Schenkel selbst nicht in der Kammer befand. Natürlich wurde der Teil des Nerven, der sich außerhalb der Kammer befand, und der Schenkel gut feucht gehalten. Einzelheiten der Technik, die bei den verschiedenen Versuchen außerdem noch notwendig waren, werden an den entsprechenden Stellen angegeben werden.

Erstickung des Nerven in indifferenten Gasen bei Zimmertemperatur.

Setzt man einen Nerven nach der oben beschriebenen Weise reinem Stickstoff aus, so nimmt nach einigen Stunden die Erregbarkeit des Nerven (in der Stickstoffatmosphäre geprüft) immer mehr und mehr ab und nach ca. 5 Stunden bei 23° C (Zimmertemperatur) spricht er nicht mehr auf den faradischen Strom an. Läßt man

die ganze Aufstellung völlig unverändert und leitet nun anstatt Stickstoff Sauerstoff durch die Kammer, so erholt sich der Nerv in 3 Minuten fast vollständig, er reagiert auf Oeffnungsinduktionsschlag und der Muskel antwortet mit vollkommenem Tetanus auf den faradischen Strom. Der Rollenabstand ist dabei während des ganzen Versuches derselbe geblieben.

Bei den Erregbarkeitsprüfungen mit dem Strom wurde sorgfältig darauf geachtet, daß nicht etwa Stromschleifen ein falsches Resultat vortäuschten; eine Gelegenheit für Stromschleifen kann leicht dadurch entstehen, daß sich in der Kammer Wasser an den Wänden kondensiert, da man ja das Gas möglichst feucht halten muß, um ein Eintrocknen der Nerven zu verhüten. Indessen gelingt es doch gewöhnlich, die Innenwände der Kammer trocken zu halten. Um ferner dem Verdacht zu begegnen, daß der Stickstoff, wenn auch in chemischem, so doch nicht im physiologischen Sinne ganz rein sei, da ja die lebendige Substanz in ihren Lebensäußerungen ein viel empfindlicheres Reagens darstellt, als die meisten analytischen Untersuchungsmittel, so wurde derselbe Versuch mit Wasserstoff angestellt. Das Ergebnis war genau dasselbe. Die Zeiten, in denen der Nerv erstickt und sich wieder erholt, variieren etwa zwischen 3—5 Stunden bei gleicher Temperatur, die Erholung in Sauerstoff erfolgte fast immer in 3—10 Minuten. Es ist also zweifellos: Der Nerv wird durch Liegen in indifferenten Gasen unerregbar, erholt sich aber wieder bei Zufuhr von Sauerstoff.

Um zu prüfen, ob die Leitfähigkeit des Nerven durch Erstickung aufgehoben wird, wurde eine Kammer konstruiert (siehe Fig. 1), durch die man den Nerven ganz hindurchziehen kann, so daß man jenseits der Kammer den Nerven in Luft zu reizen imstande ist. Bei diesen Versuchen stellte sich heraus, daß der Nerv durch Erstickung in Stickstoff oder Wasserstoff auch seine Leitfähigkeit verlor, daß er dieselbe aber beim Zutritt von Sauerstoff in wenigen Minuten wiedergewann. Es konnte dabei beobachtet werden, daß die Erstickung in centrifugaler Richtung vorschreitet. Um diese Erscheinnng genauer zu verfolgen, wurden 4 Elektroden benutzt: 2 in der Kammer und 2 außerhalb centralwärts, also gegen das abgeschnittene Ende des Nerven hin, Elektrode 1 am meisten central, außerhalb, Elektrode 4 am nächsten dem Muskel innerhalb der Kammer. Bei einem gewissen Zeitpunkt wirkte faradische Reizung durch Elektroden 1 und 2 gar nicht, durch 1 und 3 nur schwach und durch 1 und 4 stark, es war also der Nerv nur zwischen Elek-

trode 2 und 3 merkbar alteriert, während der übrige Teil des Nerven in der Kammer noch intakt war. RANKE[1]) beschreibt dasselbe Phänomen der peripherwärts schreitenden Lähmung bei Nerven, die er durch Eintrocknung scheintod machte, die Erholung erfolgte nach seiner Angabe centripetal. Die Richtung der Erholung habe ich nicht näher untersucht; nach einem vorläufigen Versuch scheint sie mir auch centripetal vor sich zu gehen. Das RITTER-VALLI'sche Gesetz vom centrifugalen Absterben gilt also auch für die Erstickung. Interessant wäre es zu untersuchen, ob die Narkose ebenfalls in centrifugaler Richtung am Nerven um sich greift.

Die physiologische Leitfähigkeit des Nerven wird also durch Erstickung aufgehoben, durch Sauerstoffzufuhr aber wieder hergestellt. Die Erstickung entwickelt sich auf der erstickenden Strecke in centrifugaler Richtung.

Erstickung des Nerven bei hoher Temperatur.

Auf Grund der Arbeiten von WINTERSTEIN[2]) über den Einfluß der Wärme und von mir[3]) über den Einfluß der Kälte auf die Ganglienzellen, zog ich die theoretischen Schlußfolgerungen, daß in der Ganglienzelle außer den Stellen, an denen der Verbrauch des Sauerstoffes stattfindet, sich noch Reservoire für Sauerstoff befinden und daß durch Steigerung der Temperatur der Transport des Sauerstoffes von den Reservoiren an jene Stellen des Verbrauches erleichtert wird; bei noch höherer Temperatur geben die Reservoire den ganzen aufgespeicherten Sauerstoff an die Umgebung ab und können infolgedessen natürlich auch keinen Sauerstoff aufnehmen. Desgleichen nehmen auch jene anderen Stellen keinen Sauerstoff weiter auf: die Zelle ist in kurzer Zeit an Sauerstoff erschöpft. In der Kälte speichern die Reservoire große Mengen von Sauerstoff auf und halten ihn so fest, daß der Uebertritt des Sauerstoffes zu den Stellen des Verbrauches entweder ganz verhindert oder doch sehr verzögert ist. Es schien nun von Interesse, zu prüfen, ob diese Theorie über das Verhalten des Sauerstoffes bei verschiedenen Temperaturen in der Ganglienzelle auch auf den Nerven anzuwenden sei. Ferner war zu erwarten, wenn der Nerv sich in obiger Beziehung analog der Ganglienzelle verhält, daß man durch

1) Siehe oben.
2 und 3) Siehe oben.

Steigerung der Temperatur den Nerven in viel kürzerer Zeit ersticken könne.

Bei den Versuchen, den Nerven bei hoher Temperatur in indifferenten Gasen zu ersticken, bietet es große Schwierigkeiten einesteils den Nerven vor Vertrocknung zu schützen, anderenteils Stromschleifen zu vermeiden. Sättigt man das Gas mit Wasserdämpfen, so kondensiert das Wasser sich an den kühlen Wänden der Kammer und dem elektrischen Strom ist Gelegenheit geboten, aus der Kammer herauszudringen und den Nerven durch Stromschleifen außerhalb der Kammer zu erregen. Diese letztere Fehlerquelle kann man vermeiden, wenn man gleichzeitig die warmen Dämpfe, die aus dem Wasserbade unterhalb des U-Rohres aufsteigen, außen um die Kammer herumspülen läßt. Sie erwärmen dann die Kammer von außen genügend, um eine Kondensation im Innern zu verhüten. Um die Eintrocknung des Nerven ganz sicher zu vermeiden, thut man gut, auf die Platinelektroden Wattebäuschchen zu legen, die mit ausgekochter 0,8-proz. Kochsalzlösung befeuchtet sind. Auch empfiehlt es sich, das Thermometer den Nerven berühren zu lassen und es an der Berührungsstelle mit ebensolchen Wattebäuschchen zu versehen.

Die Versuche in Wasserstoff oder in Stickstoff gestalten sich folgendermaßen: Setzt man einen Nerven einem indifferenten Gas, dessen Temperatur zwischen 42 und 47° schwankt, aus, so verliert er in 20—60 Minuten seine Erregbarkeit, kühlt man alsdann das Gas bis auf Zimmertemperatur ab und hält man den Nerven in dem abgekühlten Gase noch einige Zeit (bis 25 Minuten), so erholt er sich nicht wieder. Sobald man dagegen Sauerstoff mittels eines T-Rohres durch die Leitung in die Kammer gelangen läßt, erholt sich der Nerv binnen 3—6 Minuten soweit, daß der Muskel auf Tetanisieren des Nerven in der Kammer schwach anspricht. Nach Verlauf von noch einigen Minuten ist die Erholung, was den Erfolg am Muskel anbetrifft, vollkommen. Nimmt man den Nerven aus der Kammer heraus, so zeigt sich stets, daß er fast bis zur muskelwärts gelegenen Elektrode abgestorben ist. Auch wenn man den Nerven durch die Kammer zieht und das abgeschnittene Ende kühl hält, ist der Nerv doch etwa bis zur muskelwärts gelegenen Elektrode nicht wieder erholbar, im Gegensatz zu den Nerven, die man bei Zimmertemperatur erstickt hat. Es scheint der asphyktische Nerv gegen höhere Temperaturen sehr empfindlich zu sein. Um den Einwand auszuschließen, daß vielleicht die Gase wenn auch für chemische Untersuchungsmethoden rein, so doch noch in physiologischem Sinne verunreinigt

seien, wurden Nerven erst in Wasserstoff bei hoher Temperatur erstickt und alsdann in Wasserstoff abgekühlt. Darauf wurde 10 Minuten lang Stickstoff durch die Kammer geleitet. Da es wohl ausgeschlossen erscheinen muß, daß im Falle einer nur physiologisch nachweisbaren Verunreinigung beide Gase durch die gleiche Beimengung verunreinigt sein konnten, so hätte sich der Nerv nunmehr in Stickstoff erholen müssen, wenn die Lähmung von einer Verunreinigung des Wasserstoffs herrührte. Das war nicht der Fall. Es erfolgte keine Erholung. Dagegen sprach nach 3—6 Minuten langer Sauerstoffdurchströmung das Endorgan wieder deutlich an.

Der Nerv verhält sich also in der Wärme bezüglich des Sauerstoffes ebenso wie die Ganglienzellen. Aus dem Umstande, daß der Nerv in Stickstoff noch stundenlang auf jede Reizung anspricht, wird man demnach ebenfalls auf das Vorhandensein von Sauerstoffreservoiren schließen müssen, wie sie für die Ganglienzelle bereits früher nachgewiesen sind. Da an Ganglienzellen sowohl bei Erstickung als auch bei Erschöpfung durch Nahrungsmangel unter gleichzeitig andauernder Sauerstoffzufuhr morphologische Veränderungen[1]) festgestellt werden konnten, so wäre es sehr interessant auch die erstickten *Nerven* histologisch zu untersuchen. Vielleicht lassen sich mit Jodwasserstoff, Titansäure oder WURSTER'schem Reagens Peroxyde nachweisen, die bei der Erstickung (Erwärmung) verschwinden.

Wir sehen also: *In der Wärme geht die Erstickung des Nerven schneller vor sich als bei gewöhnlicher Temperatur.*

Reduktion des Nerven durch differente Chemikalien.

Auf die folgenden Versuche möchte ich keinen allzugroßen Wert legen, da man bei Behandlung des Nerven mit reduzierenden Substanzen immer einwenden kann, daß möglicherweise chemische Bindungen, Bindungen, die durch Sauerstoff wieder gesprengt werden, den Nerven an seiner Funktion verhindern. Aus diesem Grunde sind die Versuche auch nicht näher ausgearbeitet worden. Dennoch wäre es inter-

1) Derartige Präparate von Dr. MORAWITZ und mir hergestellt, sind im Institut von Prof. EDINGER in Frankfurt a. M. untersucht worden. Die Mitteilungen darüber erfolgen von anderer Seite.

essant, die Versuche gelegentlich weiter auszuführen, da man bei dieser Art der Sauerstoffentziehung gewisse Ermüdungserscheinungen am Nerven zu sehen bekommt, die bei der Erstickung in indifferenten Gasen nur schwach oder gar nicht angedeutet sind. Hier kam es mir nur darauf an, zu wissen, ob die chemische Reduktion ebenfalls die nach obigem notwendig zu erwartende Lähmung zur Folge hätte. In der That trat in diesen Versuchen nicht nur Unerregbarkeit des Nerven ein, sondern auch völlige Erholung bei Zutritt von Sauerstoff. Untersucht wurde der Nerv zunächst in Stickstoff, dem etwas Stickoxyd beigemengt war. Die Darstellungsweise eines solchen Gasgemisches ist bereits oben bei der Schilderung der Stickstoffgewinnung mittels Kaliumnitrit angegeben worden. Das auf diese Weise gewonnene Gas hat die nötige Beimengung von Stickoxyd. Die Lähmung trat in diesem Gasgemisch bei Zimmertemperatur nach 2—4 Stunden ein. In Sauerstoff erfolgte vollständige Erholung. Wesentlich bequemer ist es, den Nerven nach der von Kühne bei Pflanzenzellen verwendeten Methode mit Eisenfeilspänen zu reduzieren, die im Wasserstoffstrom geglüht sind. Packt man den Nerven in einen mit Kochsalzlösung angemachten Brei von solchen Eisenfeilspänen ein, so entwickelt sich auch hier nach einiger Zeit völlige Unerregbarkeit. Ist die Lähmung vollkommen, so braucht man die Späne nur abzuschaben und den Nerven an der Luft liegen zu lassen. Nach ungefähr 10 Minuten erholt sich dann der Nerv, und zwar derart, daß er zuerst bei nacheinander folgenden kurzdauernden Reizungen mit dem faradischen Strom den Muskel immer nur auf die erste Reizung hin zur Zuckung bringt. Wartet man dagegen eine halbe Minute, so sind von mehreren kurz aufeinander folgenden Reizungen schon 2—3 wirksam, ehe wieder Unerregbarkeit folgt, und nach einigen Minuten ist die Erholung vollständig. Die Ermüdungserscheinungen sind dann vollkommen verschwunden. Daß die Erscheinung auf einer Beeinflussung der Nervenendigungen beruhen könnte, ist dadurch ausgeschlossen, daß die Reduktionsmittel nur auf das centrale Ende des langen Nervenfadens zur Anwendung kamen.

Es kann also dem Nerven auch durch chemische Reduktionsmittel der Sauerstoff entzogen werden. Auch hierbei tritt Unerregbarkeit des Nerven ein, die bei Zutritt von Sauerstoff wieder verschwindet. Bei Beginn der Erholung werden auf Reizung charakteristische Ermüdungserscheinungen sichtbar.

Zusammenfassung.

Infolge von Sauerstoffentziehung durch indifferente Gase oder durch Reduktionsmittel wird der markhaltige Nerv gelähmt. Bei Zutritt von Sauerstoff erholt er sich wieder vollkommen.

Die Sauerstoffentziehung in indifferenten Gasen wird durch Erhöhung der Temperatur beschleunigt.

Für die vielfache Anregung und Unterstützung bei der Ausführung dieser Arbeit möchte ich Herrn Professor Verworn meinen besten Dank aussprechen.

Notizen zur Frage nach der Ermüdung des Nerven.

Von Dr. H. von Baeyer,
Assistent am physiologischen Institut zu Göttingen.
(Aus dem physiologischen Institut der Universität Göttingen.)

(Der Redaktion zugegangen am 3. August 1902.)

Eine Ermüdbarkeit des Nerven, die ein notwendiges physiologisches Postulat ist, da der Nerv ein lebendiges Gewebe darstellt, ist durch die Thatsache, daß der Nerv analog der Ganglienzelle erstickt werden kann, noch wahrscheinlicher geworden. Der Einzige, der bis jetzt eine thatsächliche Ermüdung des Nerven, die nicht auf Anodenwirkung, Narkose etc. beruht, beschrieben hat, ist Carvallo[1]). Er giebt an, daß, wenn man einen Nerven bei 0° in Zwischenräumen von 5 Sekunden reizt, der Nerv ungefähr nach einer halben Stunde seine Funktion einstellt und sich, obwohl er gleichmäßig weiter gereizt wird, nur durch Steigerung der Temperatur um einige Grade völlig wieder erholt. Die Möglichkeit, daß diese Erscheinung im Endorgan und nicht im Nerven seinen Grund hat, ist durch verschiedene Experimente ausgeschlossen worden. Ebenso hat Carvallo nachgewiesen, daß Kälte und Reizung zum Gelingen des Versuches notwendig sind. Bemerkenswert ist die Angabe, daß ein auf diese Art ermüdeter Nerv seine Leitfähigkeit für Reize nicht in beträchtlicher Weise eingebüßt hat. Sollten etwa Stromschleifen dieses Resultat vorgetäuscht haben?

Falls sich diese Ermüdungserscheinungen am Nerven in der Kälte bestätigen, so glaube ich das anscheinend paradoxe Resultat auf Grund der früher von mir an Ganglienzellen gewonnenen Resultate[2])

---

1) Carvallo, Influence de la température sur la fatigue des nerfs moteurs de la grenouille. Journ. de Physiol. et de Path. générale 1900, II, p. 547.

2) H. v. Baeyer, Zur Kenntnis des Stoffwechsels in den nervösen Centren. Zeitschr. f. allg. Physiol., Bd. 1, 1902.

leicht erklären zu können. Paradox erscheint das Ergebnis insofern, als man eigentlich erwarten sollte, daß der Nerv in der Wärme schneller ermüde als in der Kälte, da bei hoher Temperatur doch alle chemischen Umsetzungen heftiger verlaufen als bei niedriger Temperatur. Ich nehme an, daß diese Ermüdung auf einer Erschöpfung des Nerven an Sauerstoff beruht. Berechtigt bin ich zu dieser Annahme durch die Thatsache, daß ein tierisches Gewebe von seinen Reservematerialien bei angestrengter Thätigkeit zuerst den Sauerstoffvorrat aufbraucht. Speciell konnte dies von der Ganglienzelle [1]) nachgewiesen werden, und ferner wurde konstatiert [2]), daß sich der Nerv gerade dem Sauerstoff gegenüber analog der Ganglienzelle verhält. Auf Grund dieser Erwägungen wäre also anzunehmen, daß die Sauerstoffreservoire [2]) im Nerven den Sauerstoff bei 0° derartig festhalten, daß er nicht zu den Stellen des Verbrauches hinübertreten kann, und diese Stellen werden dann durch Reizung an Sauerstoff erschöpft. Beim Erwärmen geben dann die Reservoire ihren Sauerstoff wieder an jene Stellen ab.

Nach der Erstickung des Nerven durch Reduktionsmittel [2]) (Eisenfeilspäne und Stickstoff, der etwas Stickoxyd enthält), habe ich selbst ebenfalls deutliche Ermüdungserscheinungen erhalten, sobald die Erholung in Sauerstoff beginnt. Reizt man einen erstickten Nerven, der sich schon wieder einige Minuten in Sauerstoff (Luft) befindet, durch mehrmaliges kurzdauerndes Tetanisieren, so kann man zuerst nur einen einmaligen Erfolg am Endorgan sehen. Nach ungefähr 30 Sekunden ist die Erholung, während die Reizung ausgesetzt war, schon soweit vorgeschritten, daß das Endorgan auf drei Reizungen anspricht, und nach kurzer Zeit hat der Nerv wieder solche Mengen an Sauerstoff aufgespeichert, daß auch bei beständiger Reizung keine Ermüdung zu sehen ist. Man geht wohl nicht fehl, wenn man annimmt, daß bei dieser Reduktion des Nerven auch die Reservoire ihres Sauerstoffes beraubt werden, daher die schrittweise Erholung in Sauerstoff, im Gegensatz zur plötzlichen Erholung des Nerven, der bei 0° ermüdet worden war und erwärmt wird. Diese stetig ansteigende Erholung des Nerven gleicht völlig der Erholung von Ganglienzellen, deren Sauerstoffvorrat erschöpft war.

Auf Grund dieser Thatsachen und Ueberlegungen war nun zu erwarten, daß ein Nerv, der in einem indifferenten Gase gereizt wird,

---

1) VERWORN, Ermüdung, Erschöpfung und Erholung der nervösen Centra des Rückenmarkes. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., Suppl.-Bd., 1900.

2) v. BAEYER, Das Sauerstoffbedürfnis des Nerven. Zeitschr. f. allg. Physiol., Bd. 2, 1902.

schneller funktionsunfähig wird, als ein nicht gereizter. Leider gaben derartige Versuche kein entscheidendes Resultat, da es sich herausstellte, daß selbst die zwei korrespondierenden Nerven von demselben Tier unter völlig gleichen Verhältnissen, auch wenn sie beide nicht gereizt werden, in einem indifferenten Gase nach ganz verschiedenen Zeiten ersticken.

Bei diesen Versuchen wurde eine Kammer[1]) benutzt, in der 4 Pinselelektroden anzubringen waren und in der sich 2 Nerventuben einander gegenüber befanden. Es konnte also unter völlig gleichen Bedingungen ein Nerv gereizt und einer ungereizt im Gase gehalten werden. Zur Blockade wurde Aethernarkose[2]) (natürlich außerhalb der Kammer) verwandt. Auch der nicht gereizte Nerv wurde, um die Bedingungen völlig gleich zu gestalten, narkotisiert. Die Pinselelektroden waren mit ausgekochter Kochsalzlösung befeuchtet. Der nicht gereizte Nerv wurde mit dem gleichen Strom durch Umlegen einer Wippe geprüft.

Es ergab sich, daß auf Grund vieler Versuche einmal der gereizte, das andere Mal der nicht gereizte Nerv zuerst erstickte.

Es war schliesslich noch daran zu denken, daß dieses negative Resultat in einer zu geringen Reizfrequenz seine Ursache haben könne; aus diesem Grunde wurden Versuche mit größerer Frequenz unter Verwendung des Bernstein'schen Unterbrechers angestellt, die aber selbst bei einer Zahl von 800 Reizen in einer Sekunde kein anderes Resultat ergaben.

Diese Versuche haben also wenigstens das eine gezeigt, daß auf dem hier beschrittenen Wege der Reizung auch unter Ausschluß von Sauerstoff die Frage nach der Ermüdbarkeit des Nerven nicht gelöst werden kann. Es werden daher spätere Untersuchungen das Problem mit anderen Methoden in Angriff nehmen müssen.

---

1) Das Weitere über die Technik siehe in meiner oben citierten Arbeit.

2) Technik siehe Verworn, Zur Kenntnis der physiol. Wirkung des Strychnins. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1900, p. 389.

Der Aggregatzustand und die physikalischen Besonderheiten des lebenden Zellinhaltes.

Von L. RHUMBLER in Göttingen.

II. Teil[1]): Mit 1 Tafel und 80 Textabbildungen.

(Der Redaktion zugegangen am 18. August 1902.)

B. Prüfung der Giltigkeit des zweiten Kapillaritätsgesetzes und die Mechanik der Entstehung der Foraminiferenschale.

8. Konstanz der homologen Randwinkel der Foraminiferen als Argument für den flüssigen Zustand ihrer protoplasmatischen Leibesmasse, zugleich ein Beitrag zur Mechanik der Entstehung polythalamer Foraminiferenschalen.

Die Untersuchungen dieses Kapitels beziehen sich auf Foraminiferen, d. h. auf schalentragende Rhizopoden, also auf solche Protozoen, die sich durch den Besitz einer äußeren Schale (in manchen Fällen Sand, meistens Kalk) auszeichnen und zur Untergruppe derjenigen Sarcodinen gehören, die als „Reticulosa“ durch die Aussendung von netzförmig verzweigten, in mannigfachster Weise miteinander verschmelzenden Pseudopodien gekennzeichnet sind[2]). Was diese Pseudopodien noch besonders auffällig macht, ist die bekannte Körnchenströmung, d. h. die Erscheinung, daß man auf dem Pseudopodiennetz kleine Körnchen hin und her strömen sieht. Wo in letzter Instanz auch die mechanische Ursache dieser eigentüm-

1) Der I. Teil in dieser Zeitschrift, Bd. 1, 1902, p. 279—388 (im Text citiert mit Teil I).

2) Ueber die systematische Gliederung dieser Gruppe, wie sie im Nachstehenden zur Anwendung kommt, vergl. A. LANG, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, Abt. Protozoa, Jena 1901, p. 6—13, oder RHUMBLER in: Nachr. K. Gesellsch. d. Wissensch. zu Göttingen, Mathem.-phys. Klasse, 1895, p. 51—98.

lichen Bewegungserscheinung der Körnchen liegen mag, immer legt sie klar, daß das protoplasmatische Substrat, in dem sie sich abspielt, nicht fest sein kann, denn das rasche Aneinandervorbeischieben der Körnchen oft in entgegengesetzter Richtung in denkbar dichtestem Nebeneinander läßt die Annahme dazwischen liegender, auch nur in geringfügigstem Grade fester Substanzen nicht zu[1]. Es wird uns also gerade in dieser Gruppe recht nahegelegt, daß der äußersten Oberflächenschicht des protoplasmatischen Weichkörpers ein rein flüssiger Aggregatzustand zukommt. Ist dies aber der Fall, so läßt sich erwarten, daß auch die Schalen, die von diesen rein flüssigen tierischen Oberflächen abgeschieden werden, ihrem Bau nach den Spannungsgesetzen der Flüssigkeitsoberflächen, nämlich den Minimalflächengesetzen unterworfen sind. Wir werden sehen, daß das thatsächlich in durchaus gesetzmäßiger Weise der Fall ist.

Die Schalen der Foraminiferen sind entweder monothalam oder polythalam, d. h. sie umschließen entweder bloß einen Hohlraum oder deren mehrere, in denen der Weichkörper geborgen liegt, sie können in beiden Fällen perforat oder imperforat sein. Sind sie imperforat, so besitzt die Schalenwand (von ganz vereinzelten Fällen abgesehen) bloß eine Oeffnung, die sogenannte Mündung, aus der der Weichkörper teilweise hervorquillt, um dann seine Pseudopodien ausfließen zu lassen; ist die Schale perforat, so finden sich neben diesen Mündungen noch mehr oder weniger große Poren in der Schalenwand, die zum Durchlassen weiterer Pseudopodien benutzt werden können. Diese Unterschiede sind zwar nicht, wie man früher glaubte, von systematisch durchschneidender Bedeutung, sie drücken aber kurz die vorkommenden Verschiedenheiten aus. Uns interessieren im Nachstehenden zunächst die polythalamen Schalen, während es für unsere Zwecke gleichgiltig ist, ob diese mehrkammerigen Schalen perforat oder imperforat sind.

Nun ist es eine a priori ersichtliche, aber durch M. SCHULTZE, F. SCHAUDINN und LISTER auch sicher festgestellte Thatsache, daß die polythalamen Schalen in ihrer frühesten Jugend einkammerig sind und daß sie erst im weiteren Wachstum polythalam werden. Das geschieht auf folgende Weise: der jugendliche Weichkörper fließt mit einem gewissen Anteil aus seiner Mündung hervor und scheidet

---

1) Dagegen haben es die Untersuchungen M. SCHULTZE's, BÜTSCHLI's, SCHAUDINN's und meine eigenen sehr wahrscheinlich gemacht, daß die Pseudopodien festere Achsenfäden besitzen; so daß also die Pseudopodien in den Achsen als aus einer nicht mehr flüssigen, sondern festeren Substanz, von der Konsistenz einer erstarrten Gallerte etwa, bestehend angesehen werden müssen, die von einer leicht flüssigen plasmatischen Rindenschicht umkleidet werden, in der sich dann die Körnchenströmung abspielt.

dann auf der Oberfläche der vorgeflossenen Sarkode eine neue Schalenwand ab, die dann durch Durchstoßen mit einer neuen Mündung ausgestattet wird. Da nun dabei die frühere Embryonalkammer unverändert bleibt, und ja auch der Weichkörper mit der Embryonalkammer nach wie vor in Verbindung steht, so schließt sich die neu abgeschiedene Schalenwand, eine neue Kammer umschließend, direkt an die Wand der Embryonalkammer an, und ebenso vollzieht sich auch jeder weitere Kammerbau während des Wachstums der Foraminifere (über starke Vakuolisierung der Sarkode bei der Kammerbildung cf. weiter unten); immer fließt die vordere Sarkodepartie aus der Mündung hervor und legt sich dabei, wie jede andere Flüssigkeit von geeigneter Adhäsion thun müßte, der Wand der früheren Endkammer an, indem sie sich im übrigen mehr oder weniger abrundet, was gleichfalls jede andere Flüssigkeit unter der Wirkung ihrer Oberflächenspannung thun würde.

Wenn der zur Neuerzeugung einer Kammer schreitende Sarkodeteil aus der Mündung der Endkammer austritt, so kommt seine Oberfläche mit zweierlei Medien in Berührung, die nicht bloß der Substanz, sondern auch dem Aggregatzustand nach verschieden sind; nämlich erstens mit dem „flüssigen“ Meerwasser, in welchem das Tier lebt, zweitens mit einem größeren oder kleineren Anteil der „festen“ Kalkwand seiner eigenen Schale, also erstens mit einer Flüssigkeit, zweitens mit einer festen Wand.

Ist nun die Oberfläche der Sarkode, wie wir behaupten, flüssig, dann muß die Sarkode jedesmal, wenn sie sich an die Kalkwand der Endkammer anlegt, um eine neue Kammer aufzubauen, mit der berührten Wand einen für dieselbe Schalenwand und dieselbe Sarkode gleich bleibenden Winkel bilden; denn nach dem zweiten Kapillaritätsgesetz (cf. Teil I, p. 288) muß in demselben Medium (für uns das Meerwasser) die Oberfläche derselben Flüssigkeit (für uns die Sarkode der betreffenden Foraminifere) Wände gleicher Substanz (für uns die Kalkwand der betreffenden Foraminiferenschalen) stets unter demselben Winkel schneiden, einerlei welche Neigung die berührten Wände selbst von vornherein haben mögen.

Prüfen wir also im Nachstehenden, ob wirklich oder inwieweit die Randwinkel, welche die späteren Kammern mit den voraufgehenden bilden, einander gleich sind.

Figur 32 stellt ein Exemplar der Peneroplis pertusus Forsk. dar, dessen letzte, offenbar erst angelegte Kammer nur aus einem ganz feinen Schleier besteht, der so dünn ist, daß er sich bei

13*

der Einbettung in Canadabalsam etwas verzogen hat. Das Exemplar zeigt recht deutlich, daß die neu angelegten Kammern, wie das ja von vornherein nicht anders zu erwarten ist, nicht gleich in voller Wandstärke angelegt, sondern erst nachträglich durch weitere Schalensubstanzablagerung verstärkt werden. Diese Thatsache ist deshalb nicht unwichtig, weil wir somit bei der ersten Kammeranlage nicht mit den sekundären Kalkauflagerungen zu rechnen brauchen. Die sekundären Kalkauflagerungen geben aber oftmals den voll ausgebildeten Kammern ein derartig schroffeckiges und kantiges Aussehen, daß sie eine Erklärung der Kammerform auf Grund der für die Flüssigkeiten geltenden Spannungsgesetze, die nach Abrundung streben, für unmöglich erscheinen lassen könnten; daß nach genauerem Einblick sich auch diese Schroffheiten mit den Minimalflächengesetzen vertragen, werden wir erst später darthun können.

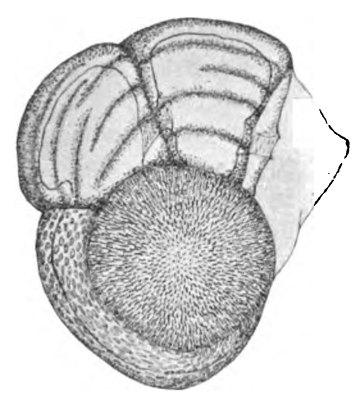


Fig. 32. Eine jugendliche Schale von Peneroplis pertusus; die letzte neu angelegte Kammer besteht nur aus einem dünnen Schalenhäutchen, das bei der Konservierung der Schale etwas zusammengeschrumpft ist. Die Schale ist 0,198 mm groß.

Bei den Milioliniden treten sehr vielfach Formen mit sehr eckigen äußeren Kammerumrissen auf; fertigt man sich aber Querschliffe an, so wird man gewahr, daß die Kanten, Riefen, und Buckel keineswegs den Kammerhohlraum entsprechend auszuziehen brauchen, die Kammerhohlräume bleiben vielmehr, wie der Schlumberger entlehnte Schnitt (Fig. 33) von Miliolina rugosa (d'Orb) als ein Beispiel für viele zeigen wird, mit abgerundetem, dem flüssigen Aggregatzustand des Kammerinhaltes also entsprechendem, Kontur bestehen.

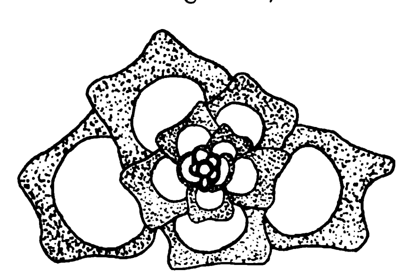


Fig. 33. Querschliff durch Quinqueloculina rugosa; nach Schlumberger 93, p. 211, Fig. 18. — Vergr.: 7/8 Originalf.

Die uns interessierende erste Entstehung der Kammern hat demnach nur mit der Gestalt der innersten Wandschicht, mit der Gestalt des Schalenhohlraumes also, zu rechnen, denn er ist der genaue Abguß des zur Kammerbildung vorgeflossenen Sarkodeteils.

a) Der Randwinkel des Kammeransatzes und seine Messung.

Da sich eine Flüssigkeit fast niemals [1]) in direkt geradlinigen, sondern fast stets in gekrümmten Flächen einer Wand anlegt, so werden natürlich auch die Schenkel unseres Randwinkels nicht geradlinig gestreckt, sondern mehr oder weniger gekrümmt erscheinen. Die Randwinkel werden demzufolge durch Tangenten bestimmt werden müssen, welche an die berührte ältere Wand einerseits und an die ihr anstoßende Wand der neuen Kammer andererseits im Schnittpunkt beider angelegt sind und welche gleichzeitig einer Ebene angehören, die zu derjenigen der beiden Wände senkrecht steht. (Man vergl. die in viele der nachfolgenden Figuren eingetragenen Winkel.)

Diese zu den beiden sich schneidenden Wänden senkrecht stehende Ebene, in welcher der Winkel gemessen werden muß, wird bei Untersuchungen unter dem Mikroskop die horizontale optische Ebene des Gesichtsfeldes sein müssen. Man stellt die Schale also so ein, daß die beiden sich schneidenden Wandflächen lotrecht zum Objektträger stehen, und mißt dann den Winkel, den die an die Wände (in dem Schnittpunkte derselben) angelegten, dem horizontalen Gesichtsfeld angehörenden Tangenten miteinander bilden.

Bei den vielen Schalen, bei denen sich die Kammerreihe wie eine gewöhnliche Schneckenschale wendeltreppenartig aufwindet, ist eine derartige Einstellung nur immer für eine Kammer, nicht wie beispielsweise bei einer planospiral aufgewundenen Kammerreihe für alle Kammern gleichzeitig möglich; die einzelnen Kammern müßten demnach unter stetiger Umstellung der Schale eine nach der anderen geprüft werden, und es ist in solchen Fällen äußerst schwer zu entscheiden, ob der Winkel wirklich innerhalb der richtigen Ebene gemessen worden ist. Da aber in solchen und ähnlichen Fällen der Abfall der Spirale ein gleichmäßiger zu sein pflegt, so bieten sich sehr oft alle Randwinkel in der gleichen Verkürzung dar, und die Gleichheit der gleichverkürzten Winkel zeigt dann auch die Gleichheit der eigentlichen Randwinkel an. Obgleich der gefundene Wert des Winkels nicht der richtige ist, ist er dann doch ebenso charakteristisch und ebenso konstant wie der eigentliche, und da er sich einfacher und vor allem sicherer messen läßt, mag er in Zukunft als „relativer Randwinkel" dem erstgenannten absoluten

1) Das würde die Flüssigkeit nur dann können, wenn sie mit der berührten Wand einen Randwinkel von genau 90° bildete, was sehr selten vorkommen dürfte.

Randwinkel gegenüber bezeichnet und der Beachtung empfohlen werden.

Aus der Definition des relativen Randwinkels geht hervor, daß sein Wert ein verschiedener sein kann, je nachdem er von der einen oder von der anderen Schalenseite aus gemessen wird. So ist z. B. bei der Abbildung Fig. 34 der relative Randwinkel der Oberseite (a)

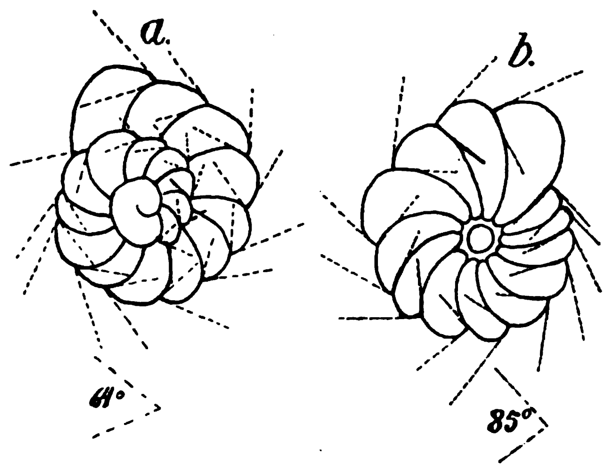


Fig. 34. Rotalia becarii L., von der Dorsal- (a) und von der Ventralseite (b) aus gesehen; der relative Randwinkel beträgt auf der ersteren 64°, auf der Ventralseite aber 85°. Nach Fornasini 98, p. 23. Vergr.: 7/8 Originalf.

64°, der relative Randwinkel der Unterseite (b) dagegen 85°, obgleich es sich in beiden Fällen um die Schnittwinkel derselben Kammerwände handelt.

Man wird also bei Angabe von relativen Randwinkeln stets anzugeben haben, von welcher Schalenseite aus er gemessen wurde.

Da unsere Mikroskope auf genaue Winkelmessungen nicht eingerichtet sind, so empfiehlt es sich, den Verlauf der Kammerwände mit dem Zeichenapparat durch genaue Rißzeichnungen der Schalenkonturen zu Papier zu bringen und dann die Winkel zu messen [1]). Derartige Zeichnungen sind bei nötiger Sorgfalt hinreichend genau, um die Identität homologer Randwinkel deutlich hervortreten zu lassen. Man zeichnet sich dann einen Randwinkel auf Pauspapier auf und legt hiernach den Winkel nacheinander auf die homologen Kammerwinkel der aufeinanderfolgenden Kammern auf, um sich durch das

1) Dasselbe leistet natürlich eine photographische Aufnahme der Schalen und Ausmessung der Winkel auf der Photographie. (Fig. 1, 2 u. 8 der Taf.)

Pauspapier hindurch von der Identität des gemessenen Winkel zu überzeugen. Oder man schneidet sich den gefundenen Winkel scharf aus einem Stückchen Zeichenkarton aus, um dann den Kartonwinkel successive den homologen Schalenwinkeln der Zeichnung anzulegen und sich auf diese Weise von der Identität homologer Winkel Gewißheit zu schaffen.

Eigentlich dürfen immer nur die Tangenten der innersten Wandschichten als Schenkel der absoluten oder relativen Randwinkel benutzt werden. Bei gleichmäßiger Schalendicke [1]) oder bei gleichmäßiger Wandverdickung an den Berührungsstellen aber prägt sich auch auf dem äußeren Kontur die Gleichheit des Randwinkels naturgemäß aus, und so kommt es, daß auch bei Oberlicht aufgenommene Oberflächenbilder die Gleichheit des Randwinkels, wenn auch nur als „relative äußerliche Randwinkel“, zum Ausdruck bringen können, wie das in schönster Weise durch die bereits vorliegenden Abbildungen früherer guter Beobachter und guter Zeichner gezeigt wird, die ich hier mit Vorliebe benutze, obgleich mir über Tausend von mir selbst bestimmter Schalen zur Verfügung stehen, weil an diesem unparteiischen Material die betreffenden Randwindel leicht nachgesehen und zur Einführung nachgemessen werden können.

Bei allen denjenigen Foraminiferen, die ihre neu angelegten Kammerwände nicht bloß von außen her, sondern auch von innen her durch sekundäre Kalkablagerungen verdicken, läßt sich der eigentliche innere Randwinkel überhaupt nicht mehr direkt bestimmen, weil die sekundär abgelagerten inneren Schalenmassen gar nicht mehr mit dem äußeren Meerwasser in direkte Berührung gekommen sind und der charakteristische Randwinkel, wie aus unseren Erörterungen hervorgeht, nur unter direkter Berührung mit dem fremden Medium „Seewasser“ entstehen kann. Solche inneren Schalensubstanzablagerungen kommen auf wenige oder mehrere Species zersprengt in allen Ordnungen unserer Schalenträger vor. Sie runden die ursprünglichen Randwinkel, der Oberflächenspannung der Sarkode gehorchend, vollständig aus. Bei den sogenannten (gleichfalls in verschiedenen Gruppen zerstreuten) labyrinthischen Formen wird der ursprüngliche Schalenhohlraum durch regellose Schalensubstanzablagerungen, die dann meist sandiger Natur sind, bis auf unregelmäßig durcheinandergehende Hohlraumsysteme gänzlich verdrängt, so daß erst recht die Messung der inneren eigentlichen Kammerrandwinkel zur Unmöglichkeit wird. In den ge-

1) Bei ungleichmäßiger Wandverdickung nicht.

nannten Fällen ist man ganz auf die Messung der relativen äußeren Randwinkel angewiesen.

Im übrigen muß gleich hier vor allzu hoch gespannten Erwartungen und Forderungen bezüglich der Winkelgleichheit und Winkelmessungen gewarnt werden. Schon der Umstand, daß die Schenkel der zu messenden Winkel keine geraden, sondern gekrümmte Linien sind, erschwert hier (ebenso wie bei Randwinkelmessungen physikalischer Experimente) eine genaue Messung ungemein, so daß ein Vermessen um ganze Winkelgrade nicht ausgeschlossen ist und eine Winkelangabe auf Bogenminuten etwa von vornherein als eine zwecklose, weil innerhalb nicht zu umgehender Fehlergrenzen liegende, bezeichnet werden müßte; dazu kommt die Schwierigkeit der richtigen, zur Messung notwendigen, Schalenorientierung und schließlich das bereits erwähnte Schwanken der Randwinkel unter geringfügigen Verunreinigungen, die ja auch den Foraminiferenschalen zustoßen können. Wir werden daher die Randwinkel nur in ganzen Graden angeben; ihre Gleichheit ist „cum grano salis" zu nehmen.

b) Nachweis der Konstanz homologer Randwinkel für verschiedene Foraminiferentypen.

Am einfachsten läßt sich die Konstanz des Randwinkels bei denjenigen Schalen erkennen, die ihre Kammern mehr oder weniger perlschnurartig in eine Linie hintereinanderordnen, wie dies bei dem Nodosarientypus der Fall ist, der in den Familien der Nodosinelliden (sandig), Nodosariden (kalkig perforat) und Milioliniden (kalkig imperforat; das Genus Nodobacularia) zahlreiche Vertreter hat.

Fig. 35 stellt eine geradegestreckte Reophax (Nodulina) nodulosa Brady dar und zeigt, daß der äußerliche Randwinkel dieser Form 120° beträgt, während sich der absolute Randwinkel auf dem Längs-

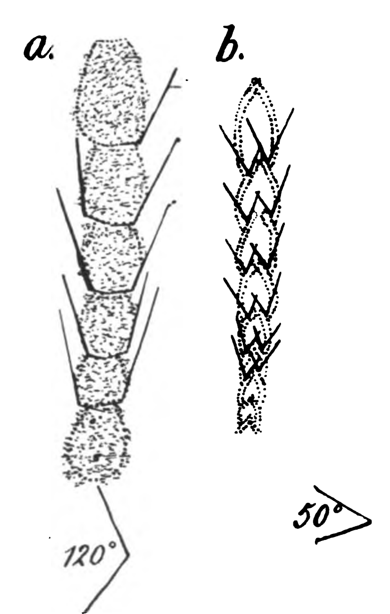


Fig. 35. Reophax nodulosa Brady. a von außen; b im Längsschliff. Der äußerliche relative Randwinkel beträgt 120°; der absolute, an b gemessene 50°; nach Brady 84, Taf. 31, Fig. 5 u. 9. Vergr.: ca. 1/9.

schliff b = 50° ergiebt. Läßt man die Schale um ihre Längsachse rotieren und mißt man nach verschieden langer Rotation die Randwinkel, so zeigt sich, daß die Randwinkel immer denselben Wert beibehalten.

Gehen wir aber von dem geradegestreckten Nodosariatypus zu dem krummachsigen Nodosariatypus über, bei welchem die Schalen- oder Mündungsachse, d. i. die Achse der Kammeraneinanderfügung (von Kammermündung zu Kammermündung verlaufend) eine mehr oder weniger gekrümmte Linie darstellt, so müssen wir hier zwei Fälle unterscheiden.

Erstens: Hält sich die Schalenachse trotz ihrer Krümmung im Centrum sämtlicher Kammerquerschnitte (Fig. 36), so bleiben auch die Randwinkel rings um die Wandansatzstellen herum alle gleich, wie Fig. 36 zeigen soll.

Fig. 36.

Fig. 37.

Fig. 36. Nodosaria soluta REUSS. Die Schalenachse verläuft, wie man aus der Scheitelansicht (*c*) erkennen kann (Mündung central), durch die Mitte der Kammerquerschnitte; trotz der Krümmung der Schale bleiben deshalb die Randwinkel alle gleich (125° rel. ext.); Umrisse nach BRADY 84, Taf. 62, Fig. 13—15. Vergr.: ca. 10/1.

Fig. 37. Nodosaria communis D'ORB. Die Schalenachse verläuft, wie man aus der Scheitelansicht (*c*) erkennen kann (Mündung +) excentrisch durch die Kammerquerschnitte; hier sind deshalb bloß die homologen Randwinkel einander gleich; die in der Figur links gelegenen größeren Randwinkel (135° rel. ext.) liegen der Mündungsachse zunächst, die in der Figur rechtsseitig liegenden kleineren Randwinkel (89° rel. ext.) sind von der Mündungsachse am weitesten entfernt. Umrisse nach BRADY 84, Taf. 62, Fig. 13—15. Vergr.: 40/1.

Zweitens: Läuft dagegen die Schalenachse excentrisch durch die Kammerquerschnitte hindurch, dann sind nur die homologen Randwinkel einander gleich, und zwar liegt der größere Randwinkel in nächster Nähe der Mündungsachse, der kleinste am weitesten entfernt von ihr, wenn die gekrümmte Schalenachse in der Ebene des Gesichtsfeldes liegt (Fig. 37).

Dasselbe Verhalten zeigt sich auch bei dem Spiraltypus, d. h. bei denjenigen Schalen, deren Achse irgendwie spiral aufgewunden ist. Bei medianem Verlauf der Schalenachse sind auch hier die Randwinkel ringsum gleich (Fig. 39), bei excentrischem Verlauf sind es dagegen nur die homologen Randwinkel, und zwar ist auch hier wieder der größte Randwinkel derjenige, welcher der Schalenachse am nächsten, der kleinste dagegen derjenige, welcher dem größten Randwinkel gegenüber jenseits der Mündung der gegenüberliegenden Kammerwand anliegt und am weitesten von der Schalenachse entfernt liegt. Ein Verhalten, das natürlich alle Beachtung verdient und von dem festzustellen sein wird, wie es sich mit unserer Behauptung, daß Flüssigkeitsspannungen die Schalenform bestimmen, verträgt.

Man könnte glauben, daß es sich hier um ein mathematisches Gesetz handelte[1]), d. h. daß die Größenverhältnisse der homologen Randwinkel mathematisch durch die Form der Spirale bestimmt würden, welche die Mündungsachse durchläuft. Das ist aber nicht der Fall,

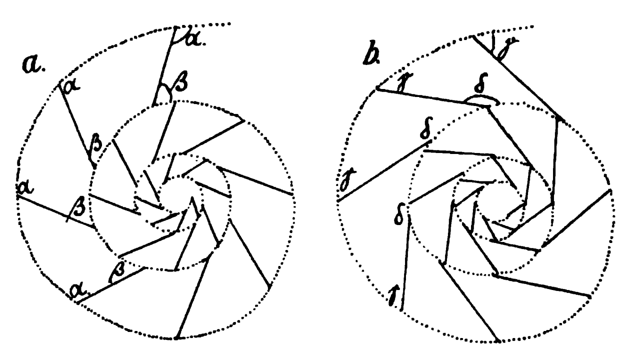


Fig. 38. Theoretisches Schema, soll zeigen, daß man zwischen die Umgänge einer Spirale ebensogut Querlinien einzeichnen kann, die mit dem äußeren Spiralschenkel einen größeren Winkel bilden als mit dem inneren Schenkel (in *a* ist $\alpha > \beta$), wie auch umgekehrt (in *b* ist $\gamma < \delta$).

1) Ein Gesetz also etwa in der Weise wie dasjenige, daß die Summe der Winkel in irgend einem Dreieck stets 180° betragen müßte, ganz einerlei, ob die Dreiecksfigur anorganischen oder organischen Ursprungs wäre.

denn in die Spirallinie kann man sich natürlich, ohne den Verlauf der Spirale zu stören, ganz beliebig geneigte Querlinien hineinzeichnen, ohne daß man durch den Verlauf der Spirale an sich an ein irgendwie bestimmtes Wechselverhältnis der Schnittwinkel dieser Querlinien mit der Spirale gebunden wäre. Man kann, wie Fig. 38 zeigt, den größeren Winkel ebensowohl dem äußeren als dem inneren Spiralschenkel anlegen. Wenn von den Foraminiferen immer der größere Winkel nahe der Mündungsachse liegt, so hat das keinen allgemeinen mathematischen, sondern einen bestimmt physikalischen Grund, der aus besonderen physikalischen Verhältnissen resultieren muß; doch davon später. Die Figg. 39—41 werden das Gesagte weiter erläutern.

Ein centraler Verlauf der Mündungsachse ist bei spiralischen Schalen verhältnismäßig selten, doch kommt er bei den Miliolininen vor, die außerdem noch die Eigentümlichkeit zeigen, daß jede der stark in die Länge gestreckten Kammern einen halben Spiralumgang einnimmt, wodurch die Mündungen aufeinanderfolgender Kammern stets abwechselnd nach entgegengesetzten Richtungen gewendet sind[1]). In Fig. 39 ist ein Querschliff durch eine zu den Miliolinen gehörige Biloculina fischeri SCHLUMB. abgebildet. Die Schale ist derart orientiert, daß die Kammermündungen, falls die Schale noch komplett wäre, abwechselnd oberhalb und unterhalb der Bildebene zu suchen wären, die quer durchschnittene spiralische Mündungsachse ist daher nur in den durch ein Kreuzchen markierten Punkten getroffen. Man sieht, daß die Randwinkel r und r_1 gleich weit von diesen die Lage der Mündungsachsen angebenden Kreuzchen entfernt und deshalb auch einander gleich, nämlich 119°, sind.

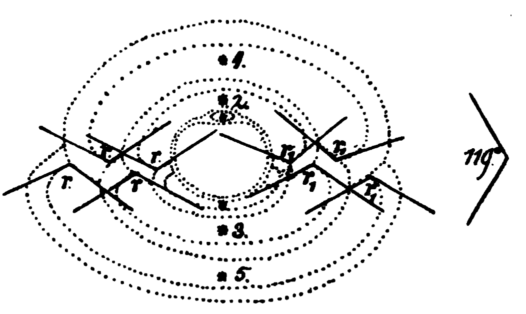


Fig. 39. Querschnitt durch die Mitte von Biloculina fischeri SCHLUMB. Die Mündungsachse (*) läuft durch die Mitte der Kammern 2—5. Die Randwinkel r und r_1 sind daher beiderseits einander gleich (119° abs.). Umrisse nach SCHLUMBERGER (91, p. 176, Fig. 23). Vergr.: 24/1.

1) D. h. orientiert man die Schale derart, daß beispielsweise die Mündung der Endkammer am linken Kammerende liegt, so ist die Mündung der voraufgehenden Kammer rechts, diejenige der vorvorletzten wieder links u. s. f. rechts, links zu suchen.

In Fig. 40 verläuft die Mündungsachse auf der Innenseite der Spiralgänge, infolgedessen ist derjenige Randwinkel am größten, der sich in nächster Nähe der Mündungen an den früheren Schalenumgang anlegt, er ist für die abgebildete Pulvinulina menardii (d'Orb) 91°, während der Randwinkel am peripheren Kammerrande nur 60° beträgt.

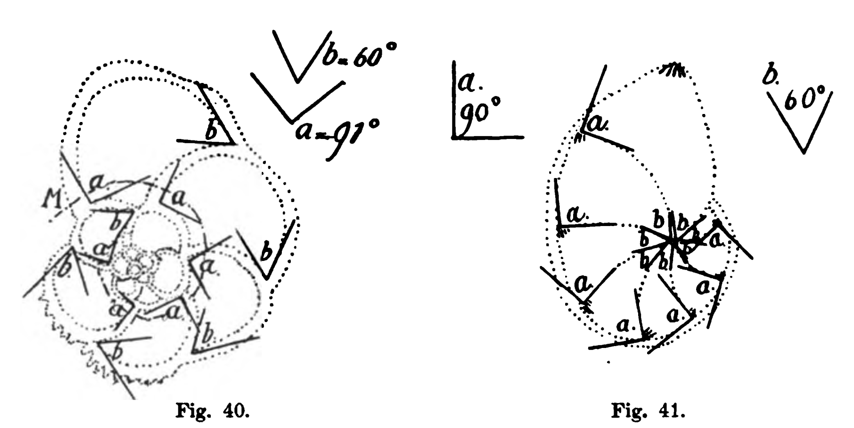


Fig. 40. Fig. 41.

Fig. 40. Pulvinulina menardii (d'Orb) von der Dorsalseite; die Mündung liegt ventral bei *M*, wo die Mündungsachse durch Punkt-Strich-Linie angegeben ist; der größere Randwinkel *a* (= 91°) liegt dicht bei der Mündungsachse, der kleinere *b* (= 60°) am weitesten von ihr entfernt. Vergr.: 95/1.

Fig. 41. Cristellaria gibba d'Orb. Die Mündungsachse verläuft ganz am peripheren Schalenrande; hier findet sich entsprechend auch der größte Randwinkel *a* (= 90°), während der kleinere Randwinkel *b* (= 60°) am weitesten von der Mündungsachse entfernt liegt. Umrisse nach Brady (84, Taf. 69, Fig. 9). Vergr.: 21/1.

Bei der in Fig. 41 abgebildeten Cristellaria gibba d'Orb liegen die Verhältnisse umgekehrt. Der Randwinkel am peripheren Außenrand ist größer, nämlich 90°, als der an den voraufgehenden Schalenumfang anschließende Randwinkel, der nur 60° beträgt. Diesen Größenverhältnissen der Randwinkel entsprechend, verläuft die Mündungsachse der Schale dicht am peripheren Schalenrande.

Man wird die Konstanz der Randwinkel oder in den letztangeführten Fällen die Konstanz homologer Randwinkel nicht besonders auffallend und nicht ohne weiteres für unsere Zwecke beweisend finden, da dieselbe durch die Aehnlichkeit der ganzen Gestalt der einzelnen Kammern bedingt erscheinen könnte, auch die Nautilusschale weist in homologen Winkeln der einzelnen Kammern ein und derselben Schale eine ähnliche, annähernde Konstanz auf[1]; und

1) Man vergl. die entsprechenden Figuren in den Lehrbüchern der Zoologie, z. B. C. Claus, Lehrbuch der Zoologie, 3. Aufl., 1885, p. 559,

wenn auch die Gestalt dieser Molluskenschale durch bestimmte Spannungen hervorgebracht sein muß, so wird doch niemand auf den Gedanken kommen, diese für die Nautilusschale maßgebenden Spannungen für Flüssigkeitsspannungen zu erklären, wie das hier von den polythalamen Foraminiferen behauptet wird.

Um, wie hier geschieht, die Adhäsionswinkel selbst als kammergestaltende Faktoren darzulegen, ist der Nachweis erforderlich, daß diese Winkel unabhängig von den übrigen Kammerähnlichkeiten konstant bleiben, so daß quasi ihr eigenes Gestaltungsvermögen durch ihre Unabhängigkeit dokumentiert wird.

c) Nachweis der Unabhängigkeit homologer Randwinkel von der übrigen Kammergestalt.

1) Fig. 42 stellt eine sandschalige Reophax adunca Brady dar, welche durch die Konstanz des relativen Außenrandwinkels auf die Konstanz des inneren absoluten Randwinkels schließen läßt. Die Schalenachse, die in medianer Richtung die Kammermündungen durchläuft, bewegt sich unregelmäßig hin und her; trotzdem aber ist der Randwinkel konstant geblieben.

Wir können also sagen: die Konstanz der Randwinkel ist nicht an eine regelmäßige Gestalt der Schalenachse gebunden.

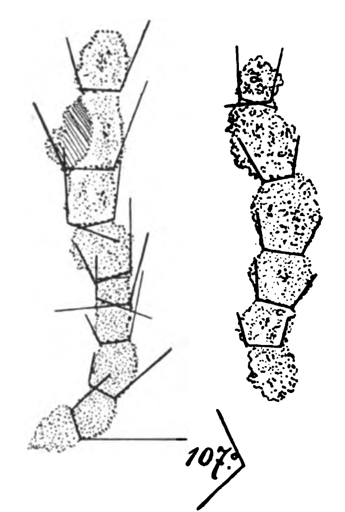


Fig. 42. Reophax adunca Brady; obgleich die Schalenachse sich hin und her windet, bleibt der Randwinkel (der centralen Lagerung der Mündung entsprechend) allenthalben der gleiche (107° rel. ext.). Umrisse nach Brady (84, Taf. 31, Fig. 24 u. 25). Vergr.: 26/1.

2) Unter den spiralischen Foraminiferen kommen auch einige vor, die, wie z. B. die in Fig. 43 abgebildete Peneroplis pertusus Forsk., statt einer größeren Kammermündung deren mehrere besitzen (a). Entsprechend hat man es dann hier nicht mit einer,

Fig. 584; oder R. Hertwig, Lehrbuch der Zoologie, Jena 1892, Fig. 340, p. 340; oder in A. Lang's Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere, Abt.: „Mollusca", bearbeitet von K. Hescheler, Jena 1900, p. 82, Fig. 42.

sondern mit mehreren Mündungsachsen zu thun. Diese Mündungen sind untereinander gleichwertig, so daß keine von ihnen einen größeren Randwinkel an sich heranzieht. Die Schalen stellen ihre Randwinkel gerade so, als ob bloß eine Mündungsachse in der Mitte

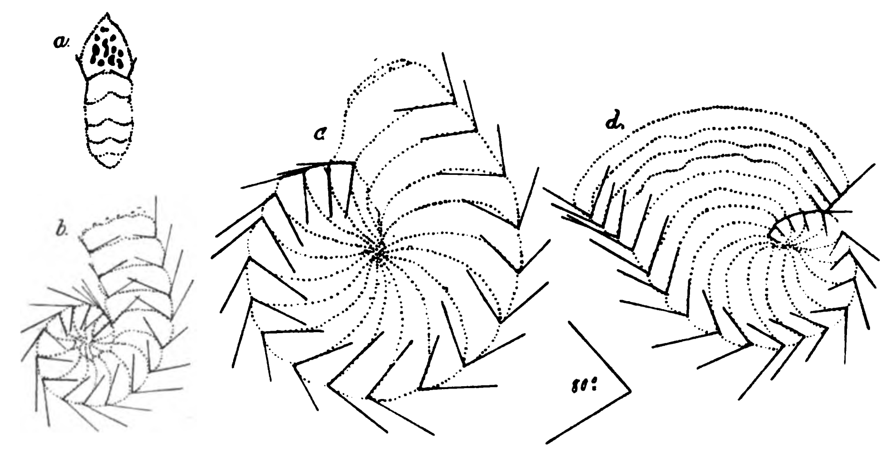


Fig. 43. Peneroplis pertusus Forsk. a Frontalansicht; man sieht die Mehrheit der Mündungen; b—d Seitenansichten verschiedener Gestaltungsformen. Trotz des Wechsels derselben sind die Randwinkel (= 80° rel. ext.) überall gleich. Umrisse nach Carpenter, Parker und Jones (62, Taf. 7, Fig. 7, 12, 13 u. 16). Vergr. 20/1.

durch sie hindurchliefe. Die Figg. b und d illustrieren diesen Fall; man sieht, daß nicht nur die homologen, sondern auch die gegenüberliegenden äußeren relativen Randwinkel einander gleich sind. Es sind Kopieen aus Carpenter, Parker und Jones (62), in welche die Winkelzeichnungen eingetragen wurden. Sie zeigen zunächst, daß die Konstanz der Randwinkel auch von der Zahl der Mündungsachsen unabhängig ist, weiter aber — und das ist für uns das Wichtige — daß die Schalenform außerordentlichen Schwankungen unterworfen sein kann, ohne daß dadurch die Konstanz der Randwinkel eine Abänderung erfährt, denn trotz der Gleichheit der Randwinkel, die hier ca. 80° betragen, sind die Gestalten der Schalen b—d so verschieden, daß man sie früher meistens verschiedenen Species zugezählt hat und dies unstreitig auch heute noch thun würde, wenn man nicht alle denkbaren Uebergangsglieder dieser Formen kennte, um deren Zusammenstellung sich Fr. Dreyer ein dauerndes Verdienst erworben hat. (Außer den Figg. 43 a—d vergl. man auch die 80°-Winkel in dem Challenger Report, Vol. 9, Zool., Taf. 13, Fig. 12—15 und die zahlreichen Abbildungen in Dreyer's Monographie, 1898.)

Der 80° Winkel ist auch in der Mündungsansicht der Schale (*a*) da zu erkennen, wo sich die „seitlichen“ Wände an die Wände der Kammern der früheren Spiralumgänge anlegen; es ist das a priori zu erwarten, denn auch hier hat sich ja die kammerbildende Sarkode früherer Schalenwand angelegt und durch ihre Adhäsion zur Schalenwand den Randwinkel gebildet.

Mit dem Wechsel der Gestalt der Gesamtschale ist natürlich auch ein solcher der einzelnen Kammern verbunden, und wir können sagen: die Konstanz der Randwinkel ist unabhängig von der Gestalt der Kammern.

3) Die große Selbständigkeit des Randwinkels gegenüber der Form der einzelnen Kammer und hierdurch auch gegenüber der Gestalt der Gesamtschale tritt auch bei den dimorphen[1]) Miliolinen deutlich zu Tage.

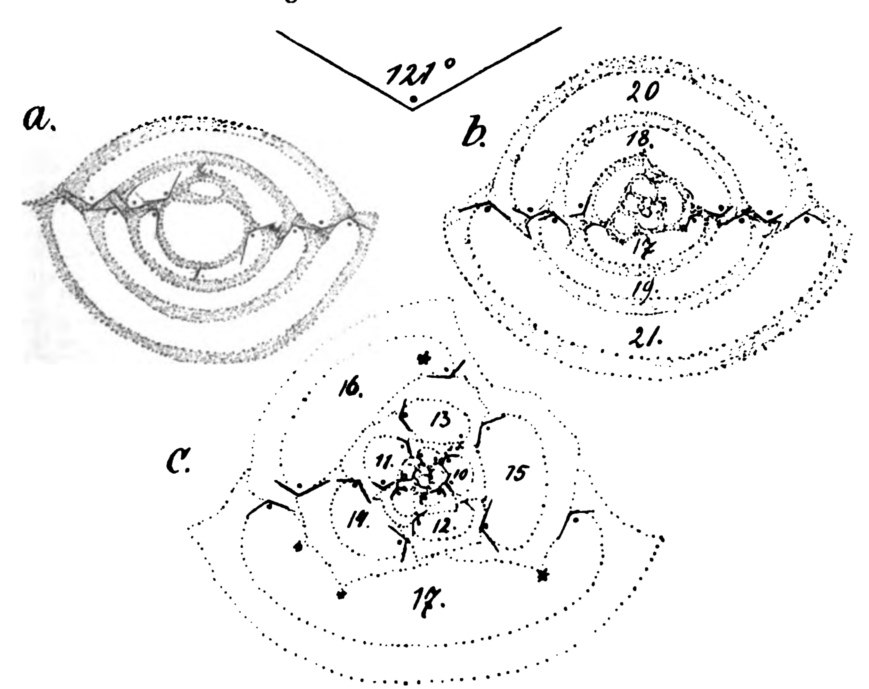


Fig. 44. Querschliffe durch die Mitte der Schalen von Biloculina sarsi SCHLUMB. a megalosphärische, b und c mikrosphärische Form; c der innere Teil von b stärker (80/1) vergrößert. Vergrößerung von a und b 24/1. Trotz der Verschiedenheit der megalosphärischen und mikrosphärischen Kammeranordnung sind die Randwinkel überall gleich (= 121° absol.); nach SCHLUMBERGER (91, p. 167 und 168, Fig. 10—12).

1) Der Dimorphismus der Foraminiferen beruht darauf, daß zweierlei Arten von Schalen innerhalb des Formenkreises ein und derselben

In Fig. 44a ist die A-Form, in b die B-Form, in c, stärker vergrößert, der centrale Teil der B-Form bis zur 17. Kammer von Biloculina sarsi Schlumb. nach offenbar sehr exakten Querschliffen Schlumberger's dargestellt. Die in der Fußnote ausgeführten Differenzen zwischen der A- und B-Schale kommen deutlich zur Geltung. Trotzdem die biforme B-Schale ihre Kammeranordnung in augenfälligster Weise verändert, bleibt doch der absolute Randwinkel für alle Kammern der A- und B-Schalen derselbe. Er ist in unserer Figur 121°.

Wir sehen hieraus: die Konstanz der Randwinkel ist auch von der Anordnung der Kammern unabhängig.

4) In augenfälligster Weise wird die außerordentlich große Selbstständigkeit der Kammerrandwinkel gegenüber der jeweilig typischen

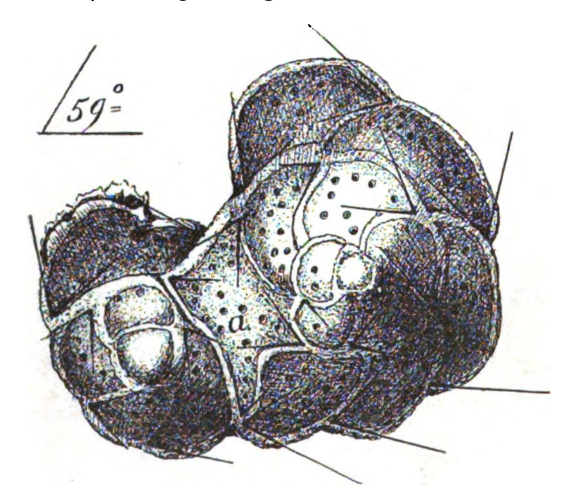


Fig. 45. Eine Doppelschale von Discorbina valvulata (d'Orb.); a die von den beiden Verschmelzlingen gemeinsam aufgebaute Kollisionskammer; trotz der starken Verziehung, welche die Gestalt dieser Kammer erfahren hat, sind die Randwinkel dieselben geblieben (= 59° rel. ext.). Vergr.: ca. 100/1. (NB. Die Embryonalkammer des größeren Tieres, auf die es hier aber nicht ankommt, ist in der Zeichnung zu klein ausgefallen.)

Species vorkommen, die man als A-Formen oder megalosphärische Formen und als B-Formen oder mikrosphärische Formen bezeichnet hat. Nach Lister und Schaudinn's Untersuchungen gehören diese Schalen verschiedenen Generationen an, die in mehr oder weniger regelmäßiger Folge einesteils, die A-Formen nämlich, aus amöboiden Embryonen, anderenteils, die B-Formen, jedenfalls aus Schwärmern erzeugt werden. Die A-Schalen (cf. Fig. 44a) besitzen in der Regel eine verhältnismäßig sehr große Embryonalkammer, und ihre Kammeranordnung bleibt von Anfang bis zu Ende immer dieselbe, sie ist eine „uniforme". Die B-Schalen haben (den A-Schalen gegenüber) meist nur eine verschwindend kleine Embryonalkammer, und außerdem ist ihre Kammeranordnung eine „biforme", d. h. die Erstlingskammern sind nach einem anderen, meist deutlich komplizierteren Modus aufgewickelt als die Kammern des Wachstumsendes. Trotz der geringeren Größe ihrer Embryonalkammer sind die erwachsenen B-Schalen größer und besitzen viel mehr Kammern als die ausgewachsenen A-Schalen.

Kammerform, durch die in Fig. 45 abgebildete Doppelschale von Discorbina valvulata (D'ORB.) dargethan.

Hier haben 2 Schalen sich miteinander vereinigt und gemeinsam die Kammer *a* aufgebaut, jede Schale hat dann, unabhängig von der anderen, noch weitere Kammern angesetzt. Die gemeinsame Kammer (*a*) hat sich während der Verschmelzung stark verzogen, ihre Gestalt ist eine ganz andere als diejenige aller übrigen Kammern, ihre relativen Randwinkel aber sind genau dieselben wie diejenigen der übrigen Kammern und betragen wie diese = 59°.

5) In allgemeinster Verbreitung nehmen die Kammerdurchmesser der Foraminiferen mit jeder neuen Kammer an Größe zu, und zwar meistens nicht unbedeutend. Da nun trotzdem auch die später erzeugten größeren Kammern die Konstanz homologer Randwinkel mit den kleineren früheren Kammern teilen, so geht daraus hervor: die Konstanz der Randwinkel besteht unabhängig von der Größe der Einzelkammern.

Wir fassen zusammen: Die Konstanz der Randwinkel der Foraminiferen ist unabhängig von der Form und der Zahl der Mündungsachsen, von der Schalengestalt, von der Kammerform, von der Kammeranordnung und von der Kammergröße. Sie existiert offenbar ganz für sich, wie auch immer die sonstigen Verhältnisse liegen mögen; q. e. d.

d) Physikalische Erklärung der vorgefundenen Verhältnisse.

Wir haben uns hier noch mit einigen unserer Befunde physikalisch auseinanderzusetzen.

1. Wie kommt es, daß bei so vielen Schalen nicht „alle" Randwinkel schlechthin einander gleich sind, sondern nur homologe Randwinkel (cf. p. 192)?

Die Physik lehrt uns, daß die Größe des Randwinkels, von der Temperatur abgesehen [1]), von der Natur der berührten Wand (Kalk-

1) Sehr groß werden im allgemeinen die Temperaturschwankungen, denen die im Meere lebenden Foraminiferen ausgesetzt sind, nicht sein. Wo sie es ausnahmsweise sein sollten, da werden auch entsprechende Schwankungen des Randwinkels nicht fehlen. Die Konstanz des Randwinkels ist, wie schon gesagt, überhaupt a priori nicht auf Bogenminute und -sekunde hin als fest zu erwarten, denn das ist sie wegen nicht zu beseitigender Störungen auch bei den Experimenten der Physik nicht (WÜLLNER, Lehrbuch der Experimentalphysik, 5. Aufl., 1895, Bd. 1, p. 405 ff., und QUINCKE in WIEDEM. Ann., Bd. 2.)

schale), von derjenigen der berührenden Flüssigkeit (Sarkode) und von derjenigen des äußeren Mediums (Meerwasser) abhängig ist.

Die Natur des Meerwassers und diejenige der Kalkschale wird unter normalen Verhältnissen im ganzen Umkreis der Schale als gleichbleibend angesehen werden können[1]), es bleibt also nur die Ungleichheit im Bau der Sarkode selbst, welche schuld daran sein kann, daß meist nicht alle Randwinkel schlechthin, sondern nur homologe Randwinkel einander gleich oder, was für die Schale bezw. Species dasselbe besagt, konstant sind.

Die Annahme eines ungleichen Baues in der Sarkode ist aber ohnedies unbedingt erforderlich, denn sonst wäre z. B. gar nicht zu erklären, warum sich an einer bestimmten Stelle der Schalenwand eine Mündung bildet, an anderen dagegen nicht; bei den lobosen schalentragenden Süßwasserrhizopoden, den Testaceen, läßt sich zudem direkt sehr oft eine deutliche Scheidung des Weichkörpers in einzelne Zonen unter dem Mikroskop ohne weiteres erkennen (z. B. R. Hertwig 02, p. 6—7), und außerdem haben wir oben schon von einer festeren Differenzierung, selbst innerhalb der Pseudopodien, für unsere Foraminiferen gesprochen; gelatinöse Stränge unbekannter Bedeutung innerhalb des Weichkörpers aber habe ich in Globigerinen und Pulvinulinen der Plankton-Expedition als gesetzmäßiges Vorkommen konstatiert (01). Nur wenn die Foraminiferensarkode überall aus ein und derselben Flüssigkeit bestände, dann müßten auch stets alle nicht bloß die homologen Randwinkel einander gleich sein, denn dann müßte, um mit Roux (96, p. 440) zu reden, auch die Oberfläche „homogen“ sein und sich darum in „homogener Spannung“ befinden, die an den Wänden nur eine Art von Winkel erzeugen könnte.

Daß die Spannung der Oberfläche der Foraminiferen eine „anomogene“ im Sinne Roux's sein muß, geht schon, wenn wir von den vorhin erwähnten inneren Differenzen absehen, daraus hervor, daß Pseudopodien ausgeschickt werden, daß die Kammern selbst alle denkbaren Formen annehmen können, und keineswegs kugelig zu sein brauchen, was sie mit mathematischer Genauigkeit wohl überhaupt nie sind[2]).

---

1) Wenn sie es einmal zufällig, d. h. durch äußere Eingriffe, nicht ist, so werden Schalenverzerrungen entstehen, die gelegentlich bei allen Formen als Ausnahmen zur Beobachtung kommen.

2) Bei homogener Spannung hätte keine Oberflächenstelle vor der anderen etwas voraus, es könnte sich also keine über die übrige Oberfläche als Pseudopodium vorstrecken, und ebenso wenig könnten

Die Aufrechterhaltung der Spannungsanomogenität im Inneren und auf der Oberfläche des die Schale aufbauenden Weichkörpers ist, wie im Kapitel 7 (Teil I, p. 377) ausführlich entwickelt wurde, ausreichend – und bei dem flüssigen Zustand der Sarkode zugleich einzig und allein — durch den wabigen Bau der Sarkode mechanisch ermöglicht, der für die verschiedensten Foraminiferen von Bütschli, Schaudinn, mir selbst u. a. festgestellt worden ist und gerade bei den Foraminiferen meist besonders klar hervortritt.

Es zeigt sich also, daß die Beschränkung der Gleichheit auf „homolog" gelegene Randwinkel sich aus der anomogenen Beschaffenheit und anomogenen Spannung ergiebt, die auch ohne diese Beschränkung an sich schon eine unbedingt notwendige Annahme ist; doch wollen wir eine offenbar gesetzmäßige Spannungsanomogenität noch im nächsten Abschnitt näher zu beleuchten versuchen, nämlich diejenige, welche einen größeren Randwinkel nach der Mündungsgegend der Kammer hinzieht.

2. Warum liegt bei Schalen mit excentrischer Mündungsachse der größere Randwinkel zunächst der Kammermündung?

Das kann dreierlei Ursachen haben, entweder besitzt das Protoplasma, das an der Mündung liegt, eine größere Kohäsion als das übrige Protoplasma, oder seine Adhäsion zur Schalenwand ist geringer, oder beides findet gleichzeitig statt. Je größer bei gleichbleibender Adhäsion die Kohäsion ist, und je geringer bei gleichbleibender Kohäsion die Adhäsion ist, desto größer ist der Randwinkel [1]).

Nun wird man es nicht für unwahrscheinlich halten dürfen, wenn man eine größere Kohäsion des Mündungsplasmas mit der Gegen-

---

Reckungen und Einziehungen der Oberfläche entstehen, wie sie alle die von der Kugelform abweichenden Kammergestalten zur Voraussetzung haben, denn eine geschlossene gespannte Oberfläche von allorts gleicher Beschaffenheit und Spannung nimmt in einem nachgiebigen Medium immer Kugelform an, einerlei woher die Spannung stammt.

1) Für vollkommen benetzende Körper ist der Randwinkel $= 0$; für benetzende überhaupt $< 90^{\circ}$, für nicht benetzende $> 90^{\circ}$ (cf. Wiedemann und Ebert 1899, p. 132), d. h. je schlechter ein Körper benetzt wird oder, was dasselbe heißt, je größer ceteris paribus die Kohäsion und je geringer die Adhäsion zur festen Wand ist, desto größer wird der Randwinkel.

wart des zäheren gallertigen Achsenplasmas der Pseudopodien (cf. p. 184) in direkten Zusammenhang bringt. Dieses wird ja in der Mündungsgegend besonders angehäuft sein, weil hier sich die Pseudopodienentfaltung vorwiegend (bei perforaten Formen) oder sogar ausschließlich (bei imperforaten Formen) abspielt.

Jedenfalls habe ich bei Saccammina sphaerica M. Sars (94, p. 489ff.) das für die Pseudopodienbildung bestimmte Protoplasma durch Färbung mit Methylgrün-Eosin deutlich von dem übrigen Plasma differenzieren können, so daß es hier sicher von dem übrigen Plasma verschieden ist und darum auch andere Kohäsions- und Adhäsionsverhältnisse zu seiner Umgebung haben wird, denn die Kohäsion und Adhäsion wechselt mit der Natur der Körper.

Man darf sich natürlich die Sache auch hier nicht etwa derart vorstellen, als ob die festere Achsensubstanz der Pseudopodien dem Protoplasma als eine Art von Gerüst, also als bloße Chargierung (cf. Teil I, p. 380) in unserem Sinne eingelagert sei. Das zu thun widerrät schon die Protoplasmaströmung, die man bei Lieberkühnia (eigene Beobachtungen), bei Shepheardella (Siddall 80) und bei Calcituba (Schaudinn 95) und voraussichtlich auch bei vielen anderen Formen im Innenkörper sich abspielen sieht, und zwar auch dann, wenn die Pseudopodien in die Kammern zurückgezogen sind. Gallertige Gerüstfäden könnten nicht so rasch und in so kleinen Portionen durcheinander gewälzt werden. Man wird sich vielmehr diese Substanz als eine dem übrigen Plasma äquivalente, nur besonders zähflüssige Plasmapartie vorzustellen zu haben, die während der Pseudopodienbildung die Achsensubstanz der Pseudopodien zu axialer gallertiger Ausfällung bringt, offenbar unter den neuen Bedingungen, welche durch die intimere Berührung mit dem umgebenden Wasser veranlaßt sind. Sie muß dann aber unter irgend welchen Einflüssen des Weichkörperinnern wieder in die zähflüssige Form übergeführt werden können, die wir ihr innerhalb des Weichkörpers zugeschrieben haben, das lehrt, leicht ersichtlich, die Einziehung der Pseudopodien [1]).

Die bei excentrischer Mündungslage beobachtete besondere Größe des Randwinkels am Mündungsplasma wird also durch die zähere Konsistenz (größere Kohäsion) dieser

1) Es handelt sich hier unverkennbar um ganz analoge Vorgänge wie diejenigen, die ich früher für die Bildung loboser Pseudopodien beschrieben habe, nur wird hier die zähere Substanz im Inneren des Plasmas erzeugt, während sie bei den Lobosen in der Oberflächenschicht (auch hier reversibel) auftritt (Rhumbler 98b).



Plasmaregion bedingt sein, denn je größer die Kohäsion einer Flüssigkeit, desto größer ihr Randwinkel zu einer bestimmten Wandart (cf. Fußnote p. 201).

Das Verbleiben dieses größeren Randwinkels in nächster Nähe der Mündungsachse bei jeder neuen Kammerbildung erklärt sich dann sehr einfach durch zwei Faktoren.

Erstens wird durch die zähere Beschaffenheit des Mündungsplasmas auch ein zäherer Zusammenhang desselben mit dem übrigen Plasma bedingt sein, d. h. das vorquellende zähflüssige Mündungsplasma wird nach seinem Austritt bei der Kammerbildung durch die Schalenmündung hindurch mit derjenigen Sarkode, die in den älteren Schalenteilen hinterwärts zurückbleibt, fester zusammenhängen und deshalb auch weniger leicht von der Schalenmündung aus an den alten Schalenwänden entlang fließen können als das dünnflüssigere, leichter bewegliche, übrige Plasma. Es wird also stets an der Mündung festgehalten werden.

Zweitens rückt, wie aus dem Späteren hervorgehen wird, ein größerer Randwinkel auf jeder „gekrümmten" Flußfläche „schwerer" vor als ein kleinerer. Da nun die von dem Plasma berührten Flußflächen (= die von der austretenden kammerbildenden Sarkode berührten älteren Wandteile der Schale) durchweg „gekrümmt" zu sein pflegen, so wird sich auch darum der größere Randwinkel von der Mündung nicht fortbewegen können, sondern die Randpartieen des dünnflüssigeren übrigen Plasmas mit den kleineren Randwinkeln werden dem großen Randwinkel auf der Flußfläche immerwährend nach allen Richtungen hin voraus sein, d. h. aber der größere Randwinkel wird in loco (an der Ausflußmündung) stehen bleiben, während der übrige Plasmarand mit seinen kleineren Randwinkeln vorfließt.

3. Uebt die Schwerkraft auf Kammergestalt und Schalenform einen Einfluß aus? Noch einiges über den Vorgang der Kammerbildung.

Irgendwelchen Einfluß der Schwerkraft auf die Gestalt der einzelnen Kammern und dadurch der ganzen Schalen ist bei den weitaus meisten, vor allem bei allen höheren Foraminiferen nicht nachweisbar; die Kammern können sich in allen Richtungen des Raumes aneinander lagern, ohne daß die Richtung der Schwerkraftwirkung durch irgendwelche Besonderheiten im Kammerbau ausgezeichnet wäre, was doch der Fall sein müßte, wenn die Schwerkraft formbestimmend in den Kammerbau miteingriffe.

Nur einzelne niedere Foraminiferen [1]), die den sandschaligen Astrorhizinen angehören, vor allem Angehörige des Genus Astrorhiza selbst, dann die Psammonyx Döderlein's und einige andere, mögen ihre niedergedrückte Gestalt durch Schwerkraftwirkung erhalten haben. Diese Foraminiferen bauen sich nämlich ihre Schalen aus Sanddecken von vergleichsweise recht erheblicher Dicke zusammen, und die Schwere des Materials wird durch die Spannung der Oberfläche des unterliegenden Weichkörpers, die offenbar überhaupt nicht sehr groß ist, nicht völlig kompensiert werden können, so daß eine Abplattung als Notwendigkeit resultiert. Hiermit im Einklang steht, daß es vor allen Dingen Formen mit auffallend großem Schalendurchmesser sind, wie Astrorhiza limicola Sand. (Fig. 46) und Psammonyx vulcanicus Död. (Fig. 100), welche diese Abplattung aufweisen, denn bei Formen mit großem Durchmesser wird ceteris paribus die Spannung der Oberfläche geringer, also der Schwerkraft gegenüber weniger widerstandsfähig sein als bei Formen mit kleinerem Durchmesser (cf. Teil I, p. 287), und daß außerdem die Abplattung um so mehr zurücktritt, je dünner die Sanddecke (also auch das auf den Weichkörper drückende Gewicht der Sanddecke) wird: bei höheren sandschaligen Formen, die ihre Schalenwand aus einer bloß dünnen Schicht von Steinchen zusammensetzen, macht sich eine

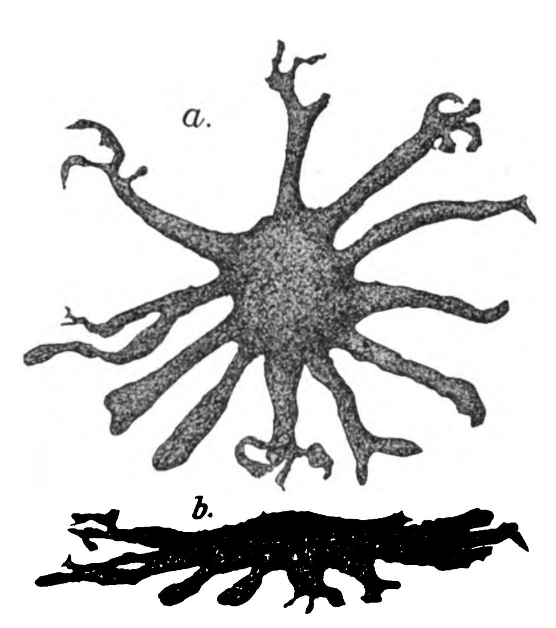


Fig. 46. Astrorhiza limicola Sand., deren abgeplattete Form vielleicht durch die Wirkung der Schwerkraft auf die dicke Sanddecke der Schale zu stande gekommen ist. a von oben; b von der Seite. Vergr.: 5/1.

1) Bei dem zu einem anderen Sarkodinenstamme (nämlich zu den sogenannten Filosa) gehörenden Hyalopus hat Schaudinn Schwerkraftwirkung auf die Schalenform sehr wahrscheinlich gemacht; auch diese Rhizopodenform gehört zu den Riesen ihres Geschlechtes.

Schwerkraftwirkung ebensowenig merkbar als bei den kalkschaligen Formen. Im übrigen läßt sich natürlich ohne darauf gerichtete, bis jetzt noch fehlende Experimente nicht entscheiden, ob im Einzelfalle ein Abplattung der Schale durch Schwerkraftwirkung oder durch anomogene Spannung hervorgebracht worden ist.

Die Unabhängigkeit der Kammeranlagen von der Schwerkraftwirkung, die also unbedingt für die Mehrzahl der Foraminiferen gilt, läßt sich auf zweierlei Weise erklären. Entweder ist erstens das specifische Gewicht der zur Kammerbildung austretenden Sarkode ebenso groß wie dasjenige des umgebenden Meerwassers, so daß der vorgetretene Sarkodeteil nach dem archimedischen Prinzip genau ebenso viel Gewichtsteile Wasser verdrängt, wie er selbst besitzt, und darum keine Uebergewichtswirkung der Sarkode eintreten kann. Die vorgetretene Sarkodemasse kann dann für sich alle denkbaren Formen annehmen, ohne daß sie durch die Schwerkraft verzogen werden könnte. Oder zweitens: die Spannungen der Sarkode, welche die Kammerform hervorbringen, sind so groß, daß etwa vorhandene Differenzen im specifischen Gewicht der austretenden Sarkode einerseits und des Meerwassers andererseits gegen diese Spannungen gar nicht in Betracht kommen, sondern von diesen Spannungen überwunden werden.

Diese beiden Möglichkeiten scheinen sich bei der Kammerbildung in der Weise zu kombinieren, daß das specifische Gewicht der Sarkode zur Zeit der Kammerbildung demjenigen des Meerwassers durch Herabminderung besonders angeglichen wird.

Das Vortreten der Sarkode zur Kammerbildung ist nämlich mit einer Aufquellung der Sarkode verbunden, und da diese Aufquellung, d. h. Volumvergrößerung, notwendig mit einer Wasseraufnahme von außen verknüpft sein wird, so ist es sehr wahrscheinlich, daß der Eintritt des Wassers in die Sarkode das specifische Gewicht der Sarkode in der von Brandt für Radiolarien ausführlicher ausgearbeiteten Weise (95) herabmindert und es demjenigen des umgebenden Meerwassers gleich oder wenigstens sehr ähnlich macht. Diese Gleichmachung wird nicht sehr viel Umstände erfordern, da das specifische Gewicht des Protoplasmas an und für sich nie sehr viel größer als 1 angenommen werden darf[1]). Natürlich muß auch hier, wie Brandt näher auseinandergesetzt hat, das Wasser, das eintritt, leichter als das Meerwasser sein, die im Meerwasser gelösten Salze dürfen, kurz gesagt, nicht mit in die Sarkode eintreten. Für

1) Cf. M. Verworn, Allgemeine Physiologie, 3. Aufl., Jena 1901, p. 100—101.

einen Uebertritt von unverändertem Meerwasser in die Sarkode ließe sich außerdem auch gar keine mechanische Erklärung finden, während die Einfuhr von chemisch reinem Wasser auf Grund der osmotischen Gesetze sich leicht durch osmotisch wirksame Stoffe erklärt, die notwendig bei der Abscheidung der Schalenwand auftreten werden.

Wie Brandt gezeigt hat, ist die Kohlensäure, die ja während des Lebensprozesses überall entsteht, infolge ihres geringen Molekulargewichtes [1]) im hohen Grade geeignet, osmotische Wasseraufnahmen in den Zellleib hinein zu vermitteln, und die weite Verbreitung des kohlensauren Kalkes als Kitt oder als einziges Wandmaterial läßt es sehr wahrscheinlich erscheinen, daß bei den kalkschaligen Formen die Kohlensäure, welche den Kalk später aus irgendwelcher Ca-Verbindung als kohlensauren Kalk in Gestalt der Wandsubstanz ausfällt, zugleich auch die osmotische Wirksamkeit für die von uns postulierte Wassereinfuhr liefert. Das Wasser müßte dann, nachdem der Kalk unlöslich abgeschieden ist, von den Salzen des Meerwassers wieder auf osmotischem Wege aus der Sarkode ausgezogen werden, der Sarkodeleib müßte wieder abschwellen, denn nur im Wasser lösliche Substanzen (in unserem Falle die Kohlensäure) vermögen osmotisch Wasser anzuziehen und anderen löslichen Substanzen gegenüber (also in unserem Falle dem Salze des Seewassers gegenüber) festzuhalten.

In getreuem Einklang mit dieser einfachen und naheliegenden Hypothese verdanke ich einer liebenswürdigen Mitteilung Schaudinn's die Kenntnis, daß bei der Kammerneubildung der Polystomella und anderer polythalamer Formen die zur Kammerbildung vorgetretene, in Umströmung begriffene Sarkodemasse sehr stark mit Vakuolen durchsetzt ist, die also das von uns postulierte von außen aufgenommene Wasser enthalten würden, und andererseits stimmt auch die bekannte Thatsache mit der vorgetragenen Ansicht gut überein, daß die Sarkode die fertig gebildeten Endkammern nicht mehr vollständig ausfüllt, sondern nur als schmaler Wandbelag dieselben auskleidet. Nach unseren Annahme ist die Sarkode nach

1) Bei Behandlung der ersten Entstehung einer pulsierenden Vakuole meint Brandt irrtümlicherweise, daß das Molekulargewicht der Kohlensäure nicht ausreicht, den hierzu nötigen osmotischen Druck zu liefern, und daß hierbei Substanzen von hohem Molekulargewicht in Wirksamkeit sein müßten. Diese Auffassung hat sich referendo versehentlich in mein Referat über „allgemeine Zellmechanik" in: Merckel und Bonnet's Ergebnisse, Bd. 8, 1899, eingeschlichen; sie ist irrtümlich: denn je kleiner bei gleicher Konzentration das Molekulargewicht einer Substanz ist, desto größer ist ihre osmotische Wirksamkeit.

Fertigstellung der Kammer unter Wasserverlust wieder abgeschwollen, nach Niederschlagung der Kohlensäure bei Entstehung des kohlensauren Kalkes entzog der osmotische Druck der Seesalze das vorher von der freien Kohlensäure festgehaltene Wasser dem Weichkörper wieder [1]).

Wir halten für unsere Zwecke nur fest, daß wir mit einer Schwerkraftwirkung im folgenden nicht zu rechnen brauchen, denn eine solche läßt sich im Schalenaufbau der weitaus meisten Foraminiferen und vor allem bei den uns vorzugsweise interessierenden polythalamen Formen in keiner Weise erkennen. Wir lassen uns daran genügen, daß der vollkommene Ausfall einer Schwerkraftwirkung beim Kammerbau sich leicht mechanisch erklären läßt, wenn auch die sichere richtige Erklärung späteren Untersuchungen überlassen bleiben muß. Eine Beeinflussung des Randwinkels, der den Hauptgegenstand unserer Untersuchungen darstellt, durch die Schwerkraft wäre auch unter anderen Umständen aus rein physikalischen Gründen, die man bei Wüllner [2]) angegeben findet, nicht zu erwarten. Der Randwinkel ist auch bei anderen Flüssigkeiten von der Schwerkraftwirkung praktisch unabhängig.

4. Eventueller Einfluß der Unterlage auf die Schalenform festsitzender Formen.

Es giebt Foraminiferen, die auf irgend einer Unterlage, z. B. einem Stein, einem Tange, einer Bryozoe, einem Hydrozoenstöckchen, auf Elytren von Polychäten, auf anderen größeren Foraminiferenschalen, auf Krebspanzern etc. etc. festgewachsen sind.

Derartige Formen zeichnen sich sehr häufig durch eine starke Abplattung auf der Ansatzfläche und meist auch durch stark verzogene und unregelmäßig gestaltete Kammern aus, z. B. Truncatulina lobatula Walk. und Jak., Polytrema, Rupertia, Carpenteria mehrere Planorbulina- und viele Discorbina-Arten u. a. m. (Fig. 47).

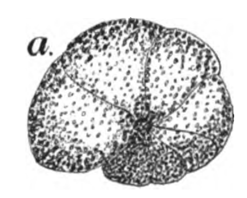
Die Abplattung erklärt sich folgendermaßen: Die Festkittung der Schale auf der Unterlage kann nur dadurch bewerkstelligt werden, daß die abgeschiedene Schalensubstanz eine besonders große Adhäsion

---

1) Hier ließen sich leicht mancherlei Direktiven für exakte Versuche, durch welche auch das Fehlen einer pulsierenden Vakuole bei marinen Rhizopoden (größerer osmotischer Druck des Meerwassers) leicht eine mechanische Erklärung finden könnte, angeben, doch liegt es nicht in meiner Absicht, Zukunftsprogramme aufzustellen.

2) Wüllner 95, p. 376, dazu auch p. 362 ff.

zu der jeweiligen Unterlage besitzt (sonst würde sie eben auf der Unterlage nicht festhaften). Die große Adhäsion zur Unterlage reicht aber aus, die Abplattung der Ansatzwandfläche der Schale mechanisch ohne weiteres verständlich zu machen. Die Adhäsion zwischen Schalensubstanz und Unterlage ist so groß, daß sich die Schalensubstanz der Unterlage dicht auflegt, weil sie die Unterlage nicht ihrer Krümmung entsprechend zu biegen vermag und durch die große Adhäsion gleichzeitig ihre eigene Oberflächenspannung durch den Kontakt an der Auflagefläche herabgemindert wird. Es gilt also dieselbe Erklärung, die ich früher für die Abplattung der Testaceenschalen durch große Bauelemente gegeben und durch künstliche Nachahmung mit Tropfengehäusen als vollkommen genügend erwiesen habe (cf. Rhumbler 98b, p. 296--297 und Taf. VI, Photogramm N); auch auf der Unterlage festgewachsene Schalen von Testaceenspecies sind dort schon behandelt; für die Foraminiferen gilt also ganz das Gleiche.



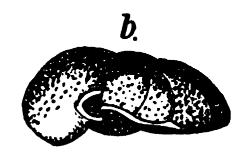


Fig. 47. Truncatulina lobatula W. u. J. a von oben; b von der Seite, hier ist die Abplattung deutlich, mit welcher die Schale auf irgend einem Fremdkörper festgesessen hat. Vergr.: 40/1. (Nach Brady 84, Taf. 93, Fig. 1b u. c.)

Die Verziehungen der Kammern bei den festgewachsenen Formen erklären sich in ganz analoger Weise; die meist unregelmäßig gestaltete Unterlage verzieht die Schalenansatzfläche durch ihre starke Adhäsion, und die an den Ansatzrändern unter einem bestimmten Randwinkel aufsteigenden peripheren Seitenwände können keine regelmäßige Kammerform erzeugen, wenn die Ansatzflächen unregelmäßig sind.

Besitzt eine heterogene Unterlage an verschiedenen Stellen eine verschiedene Adhäsion zur Schalensubstanz, dann wird außerdem noch an verschiedenen Stellen der mit der Unterlage von den Kammerwänden gebildete Randwinkel verschieden sein müssen, so daß noch weitere Kammerverzerrungen durch Ungleichheit der Randwinkel zu den vorhergenannten, auf die Unebenheit der Auflagefläche zurückgeführten hinzukommen können. Wie weit derartige Möglichkeiten realisiert sind, soll hier vorläufig nicht weiter untersucht werden.

Die gegebenen Erörterungen gelten nur für solche Foraminiferen, deren Schalenwand der Unterlage direkt aufliegt, die also, wie man zweckmäßig, sagt, „festgewachsen“ sind; sie gelten nicht für bloß „festsitzende“ oder „festgeheftete“ Formen, die sich nur mit ihren

Pseudopodien auf der Unterlage festhalten oder die einen intimeren Halt auf der Unterlage dadurch erzielen, daß sie ihre Gesamtschale in eine gelatinöse, zeltartige, meist mit Steinchen, Nahrungsabfällen und ausgestoßenen Exkretkörnchen besetzte und zuweilen mit besonderen Röhren zum Auslassen der Pseudopodien ausgestattete Hülle einschließen, die dann auf der Unterlage anhaftet und die Schale dort festhält, „festzeltet", wie man kurz sagen kann, ohne daß eine Ansatzabplattung der Schale selbst damit verbunden zu sein braucht (Fig. 48). Derartige Festzeltungen kommen vielfach vor; ich kenne sie in ziemlich weiter Verbreitung, bei Textularien, Valvulinen, Trochamminen, Orbitolites und jungen Miliolinen. Im übrigen kann sich auch eine „festgewachsene" Schale noch sekundär umzelten, wie man das z. B. nicht selten, aber keineswegs immer bei Truncatulina lobatula WALK. u. JAK. beobachtet (cf. H. B. BRADY, Challenger Report Vol. 9, Taf. 115, Fig. 4 u. 5).

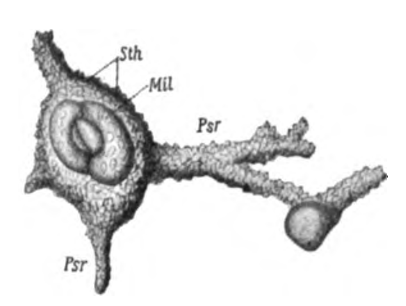


Fig. 48. Eine Milioline (*Mil*) von einer Steinchenhülle umgeben, welche in Röhren (*Psr*) ausläuft, die zum Durchlassen der Pseudopodienbüschel dienen. Vergr.: 9/1.

Schalenverziehungen durch die Unterlage sind nur dann zu erwarten, wenn die Schalenwandsubstanz selbst in direkter Berührung mit der Unterlage abgeschieden wird, und wenn sie während ihrer Abscheidung eine genügend große Adhäsion zur Unterlage besitzt. Bei dem mehr zufälligen Charakter der Abplattungen und Verziehungen werden sie uns, da bereits hier ihre Erklärung gegeben ist, im weiteren nicht mehr eingehender beschäftigen.

e) Allgemeingiltige mechanische Faktoren, welche die Kammer- und Schalengestalt der Foraminiferen bestimmen.

Wir haben in den vorausgehenden Abschnitten gezeigt, daß sich die Schwerkraftwirkung im allgemeinen (von ganz wenig zweifelhaften Ausnahmen abgesehen) in keiner Weise bei der Herstellung der Schalen Geltung verschafft, ferner daß ein Festwachsen der Schale auf einer festen Unterlage zwar eine Abplattung und Verziehung der Schalenform bewerkstelligen kann, daß diese aber nur einer vergleichsweise kleinen Artenzahl zukommt, und wir wollen jetzt nach denjenigen physikalischen Momenten suchen, die auf Grund des

rein flüssigen Zustandes des alveolär gebauten Sarkodegemenges die Ausbildung der Schale bei allen Foraminiferen bewerkstelligen müssen. Ohne Frage sind es folgende:

1) Die Anomogenität in der Spannung der Oberfläche desjenigen Sarkodeteils, der zur Zeit der Kammerbildung aus der Schalenmündung hervorgetreten ist.

2) Das Gleichbleiben homologer Randwinkel, d. h. derjenigen Winkel, welche die vorfließenden anomogenen Sarkodeteile mit den berührten Wandteilen der fertiggestellten Schale während des Kammerneubaues bilden. (Eine Folge des flüssigen Zustandes der Sarkode.)

3) Die Gestalt der Flußfläche, d. h. derjenigen älteren Schalenfläche, welche von der hervorquellenden Sarkode berührt, sozusagen als „Flußbett" benutzt werden. Es ist das selbstverständlich, denn der eine Schenkel der Randwinkel liegt stets in der Flußfläche selbst.

4) Da die Sarkode gegebenen Falls sehr verschieden gestaltete Flächen der älteren Schalenteile berühren hann, je nach dem Orte, von wo sie her zur Kammerbildung ausfließt, so ist auch die Lage der als Ausflußöffnung dienenden Schalenmündung für die Ausgestaltung der neuerrichteten Kammer maßgebend.

5) Das Gesetz kleinsten Oberflächenkonsumes. Die kammerbildende Sarkode wählt von ihrer Abflußöffnung aus ihre Flußfläche stets so, daß ihre konstanten Randwinkel sich auf denjenigen Schalenflächen vorschieben, die unter steter Beibehaltung der Randwinkel mit dem geringsten Oberflächenaufwand überflossen werden können. (Es ist das eine Folge der Oberflächenspannung der Sarkode.)

6) Unter besonderen Umständen auch die Menge der ausgeflossenen Sarkode. Sie bestimmt immer die „Größe" der Kammer, greift aber auch eventuell als Faktor in die „Gestaltungsform" der Kammer mit ein, nämlich dann, wenn die kammerbildende Sarkode bei schwächerer oder stärkerer Ausbreitung, die natürlich von ihrer Menge abhängig ist, verschiedenartige Krümmungen der früheren Schalenwände (also der Flußfläche) bestreicht. Bleibt die Krümmung der Flußfläche dagegen auf große Strecken die gleiche, so hat auf diesen Strecken gleicher Krümmung die Menge der ausgeflossenen Sarkode keinen Einfluß auf die Gestalt der Kammern, sondern nur auf die Größe derselben.

f) Mechanische Faktoren, welche das Vorfließen der Sarkode bei der Kammerbildung infolge des flüssigen Zustandes der Sarkode beherrschen müssen.

Wenn auch die Anomogenität in der Spannung der Sarkodeoberfläche es nicht gestattet, daß die zum Kammerbau vorfließende Sarkodeoberfläche sich wie eine einheitliche Flüssigkeit mit einer „absoluten“ Minimalfläche deckt, die bei der freien Verschiebbarkeit des äußeren Mediums (Meerwasser) stets eine Fläche mit Kreisbogenquerschnitten sein müßte, so muß von ihr doch verlangt werden, daß sie wenigstens eine „relative“ Minimaloberfläche im oben definierten Sinne (cf. Teil I, p. 386) zur Ausbildung bringt, wenn die Sarkode wirklich, wie wir behaupten, ein rein flüssiges Substanzgemenge mit innerer Alveolarspannung darstellt; das geht aus unseren Erörterungen Teil I, p. 353 hervor.

Gerade hier bei den Foraminiferen läßt sich, worauf oben Teil I, p. 388 schon hingewiesen wurde, der Nachweis erbringen, daß der Driesch'sche Begriff „relative Minimalfläche“ keinen bloßen Bequemlichkeitsausdruck für solche Fälle darstellt, wo sich erwartete Minimalflächen, mathematisch betrachtet, nicht als solche erweisen.

Die anomogen gespannte kammerbauende Sarkode muß unter einer „für ihre Anomogenität“ denkbar geringsten Oberflächenentwickelung an den berührten Schalenteilen entlang fließen. Die berührten alten Schalenteile werden der vorfließenden Sarkode als Stromunterlage zur Verfügung stellen 1) ebene Flächen [sehr selten, fast nur bei festgewachsenen Formen, die einer planen Unterlage aufsitzen, auf welcher die Sarkode vorfließen muß (Fig. 47)], 2) gekrümmte Wandflächen (fast ausnahmslos), 3) winklig aneinander stoßende Wandflächen, überall da, wo die die Schalenmündung tragende Schlußwand mit den älteren Schalenteilen eine Hohlkehle bildet (Fig. 51) und da, wo durch die Anomogenität bei der vorausgehenden Kammerbildung oder durch sekundäre Schalensubstanzablagerungen (cf. p. 186) Kanten und Riefen auf den berührten älteren Schalenwänden entstanden sind (Fig. 33 u. 78).

Die zur Kammerbildung austretende Sarkodemasse wird nach dem Minimalflächengesetz — einerlei, ob es sich um absolute oder wie hier für uns um „relative“ Minimalflächen handelt — auf den genannten berührten Flächenarten stets so vorfließen, daß sie von der Mündung aus denjenigen Ebenen, Krümmungsflächen und winklig zusammenstoßenden Flächen folgt, mit

denen sie am leichtesten, d. h. „unter denkbar geringster Vergrößerung ihrer eigenen Oberfläche", die von ihr geforderten Randwinkel erzeugen kann.

Wir haben daher zunächst zu untersuchen, welche Flächen bei ihrer Ueberströmung den geringsten Oberflächenzusatz von der unter bestimmtem Randwinkel vorfließenden Sarkode beanspruchen, und dann zuzusehen, ob die Sarkode wirklich diesen „bescheidensten" Flächen folgt. Mit dem Nachweis, daß die kammerbildende Sarkode mit denkbar geringem Oberflächenaufwand vorfließt, ist die reale Existenz relativer Minimalflächen unumstößlich bewiesen.

Zur Vereinfachung der nachfolgenden, mit Willen sehr elementar gehaltenen geometrischen Ableitung behandeln wir die Flächen

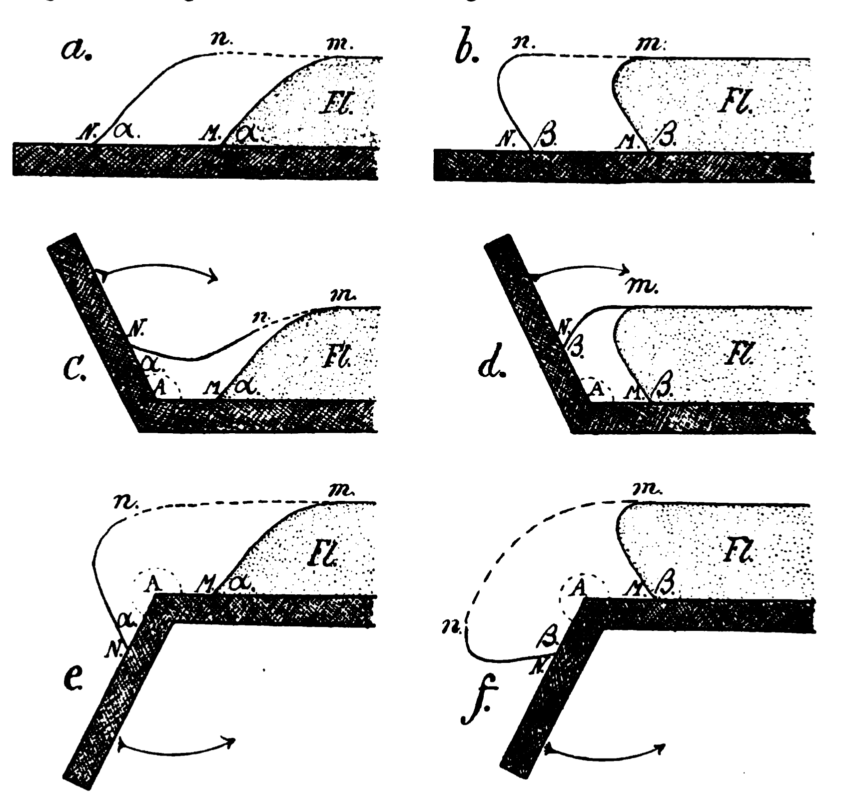


Fig. 49. Schema, welches den Oberflächenaufwand (*mn*) illustrieren soll, den ein Flüssigkeitsrand von bestimmter Höhe auf verschieden gestalteten Flußflächen beansprucht, wenn er um dieselbe Strecke (*MN*) vorwärtskommen soll. Der Oberflächenaufwand (*mn*) ist sehr verschieden, je nachdem, ob die Flußfläche gerade oder winklig geknickt ist (*A* = Knickungwinkel) und je nachdem der Randwinkel der Flüssigkeit größer oder kleiner als 90° ist ($\alpha < 90°$; $\beta > 90°$); *Fl* = die mit konstanter Höhe vordringende Flüssigkeit. Alles Uebrige im Text.

nicht ihrer Häufigkeit und Bedeutung nach, sondern die ebenen Flächen zuerst, dann die winklig aufeinander stoßenden Flächen und schließlich erst die gekrümmten Flächen, deren Verhalten sich leicht von winklig aufeinander stoßenden Flächen ableiten lassen wird.

Denken wir uns in Fig. 49a und b eine Flüssigkeitsschicht *Fl* von konstanter Höhe auf einer geraden Ebene mit ihrem Randwinkel voraus hinfließen, so sehen wir, daß bei dem Vorfließen von *M* nach *N* genau so viel Oberfläche, nämlich in dem dargestellten Querschnitt die gestrichelte Strecke *mn* zurückgelegt werden muß, als der Winkel auf der ebenen Fläche vorrückt ($mn = MN$ in den beiden Figuren a und b), und zwar gilt das für einen spitzen Randwinkel α (Fig. a) ebensowohl wie für einen stumpfen β (Fig. b), also überhaupt für alle Randwinkel, die auf der Ebene vorfließen können, denn Winkel von über 180°, die also noch größer als stumpfe Winkel wären, sind hier nicht denkbar; sie müßten ja mit einem ihrer Schenkel durch die Ebene hindurchragen, was natürlich nicht möglich ist. Die ebene Fläche kann auch als aus zwei oder mehreren aufeinander stoßenden Flächen betrachtet werden, die unter einem Winkel von 180° zusammenstoßen.

Wir können also sagen:

1. Satz: Auf einer ebenen Fläche oder auf mehreren Flächen, die mit einem Winkel von 180° aufeinander stoßen, hat kein Randwinkel vor dem anderen etwas voraus, ein von einer lokalen Anomogenität beanspruchter größerer Randwinkel schreitet ebenso rasch auf der Ebene voran wie jeder kleinere, denn alle brauchen beim Vorwärtskommen gleichviel Oberflächenzulage, d. h. wie auch die Randwinkel beschaffen sein mögen, auf ebener Fläche muß die Sarkode von dem Ausströmungscentrum nach allen Seiten hin in gleicher Weise, also in konzentrischen Kreisen bezw. in Anbetracht der vorhandenen Anomogenität in konzentrischen Kurven vorrücken. Das gilt natürlich aber nur so lange, als die Sarkoderänder bei ihrem Vorrücken auf der Ebene nicht auf andere geneigte Wandflächen oder sonstige Hindernisse auftreffen.

Denken wir uns nunmehr aber statt einer ebenen Flußfläche zwei Flächen, die unter einem Winkel zusammenstoßen, der kleiner als 180° ist und den wir der Kürze halber als Aufstiegwinkel bezeichnen wollen (NB. für die Folge zu merken: Aufstiegwinkel, von den berührten alten Kammerwänden gebildet und stets auf der Meerwasserseite zu messen $< 180°$), und verschieben wir jetzt wieder bei konstanter Höhe der Flüssigkeit den Scheitelpunkt unseres Randwinkels (α oder β in Fig. c und d) um dieselbe Strecke *MN*, die wir so legen,

daß sie den Winkelpunkt A in die Mitte nimmt, so sehen wir sofort, daß bei diesem Vorrücken über den Scheitelpunkt A hinaus jetzt weniger Flüssigkeitsoberfläche zugelegt werden muß, als zur Beförderung des Randwinkels auf der ebenen Fläche (Fig. a und b) notwendig war, also auch in Summa weniger Oberfläche erzeugt zu werden braucht als vorhin auf der geraden Ebene. Ein Vergleich von Fig. c mit d zeigt, daß bei dem stumpfen Randwinkel β noch eine viel größere Oberflächenersparnis als bei dem spitzen Randwinkel α eintreten würde, denn in Figur d ist eine Oberflächenzunahme überhaupt nicht erfolgt (die gestrichelte Strecke mn fehlt), es ist sogar Oberfläche einkassiert worden, denn $mN < mM$. Denkt man sich nunmehr den Aufstiegwinkel A durch Drehung seines einen Schenkels in der Richtung der Pfeile (Fig. c und d) kleiner werden, so zeigt sich klar, daß sich die gedrehten Schenkel immer mehr der Flüssigkeitsoberfläche, nach m hin, zubeugen, je mehr der Winkelschenkel in der Richtung des Pfeiles vorrückt, daß die Flüssigkeitsoberfläche also um so weniger Flächenzulage gebraucht, um den Randwinkel um die Strecke MN vorzuschieben, je kleiner der Aufstiegwinkel A ist.

Wir fassen unsere Erörterungen in den Satz zusammen:

2. Satz: Ein Flüssigkeitsrand (Sarkoderand) steigt mit seinem Randwinkel an einem Aufstieg leichter (weil unter geringerem Oberflächenaufwand) empor, als er sich auf einer Ebene ausbreitet, und zwar um so leichter, je kleiner der Aufstiegwinkel (A) und je größer der Randwinkel (α oder β) ist.

Wir denken uns jetzt zwei aneinander stoßende Wände, die unter einem Winkel aufeinander treffen, der größer als 180° ist (Fig. 49e und f A), ihr Schnittwinkel soll als „Absturzwinkel" bezeichnet werden (NB. für die Folge zu merken: Absturzwinkel, von den berührten alten Kammerwänden gebildet und stets auf der Meerwasserseite, nicht vom Kammerhohlraum her, zu messen, $> 180°$). Jetzt wird in Figur e zum Ueberpassieren des spitzen Randwinkels α von M nach N über den Scheitelpunkt A des Absturzwinkels die Streckenzulage mn erforderlich, die deutlich größer ist als die Strecke mn in Fig. a und noch weit größer als die gleich benannte Strecke in Fig. c. In noch höherem Maße ist das der Fall bei dem Vorwärtspassieren des stumpfen Randwinkels β in Fig. f; auch hier ist mn erheblich größer als die gleichnamige Strecke in Fig. b und weit größer als in Fig. d, wo sie ja ganz weggefallen, also $= 0$ geworden war.

Wir konstatieren weiter, daß der stumpfe Randwinkel β bei seiner Ueberführung nach N mehr Oberflächenzusatz verbraucht hat als der spitze Randwinkel α in Fig. e, denn mn in Fig. f ist größer als mn in Fig. e.

Denken wir uns nun auch hier wieder den Absturzwinkel A durch Drehung seines einen Schenkels in der Pfeilrichtung weiter vergrößert, so sehen wir, daß sich der gedrehte Schenkel um so weiter von der Stelle m der Flüssigkeitsoberfläche abwendet, je weiter er gedreht wird, also wären dementsprechend auch stets größere gestrichelte Einsatzstücke mn nötig, um den gleichen Randwinkel um die gleiche Strecke über A hinaus zu transportieren, d. h. je größer der Absturzwinkel ist, desto schwerer wird ein Flüssigkeitsrand über ihn hinüberkommen.

Wir können also unsere bei dem Absturzwinkel gemachten Erfahrungen in folgenden Satz zusammenfassen:

3. Satz: Ein Flüssigkeitsrand (Sarkoderand) fließt über eine Absturzkante schwerer (weil mit größerem Oberflächenaufwand) hinüber, als er sich auf einer ebenen Fläche ausbreitet und noch viel schwerer, als er an einem Aufstieg hochsteigt, er überwindet bei sonst gleichen Verhältnissen die Absturzkante um so schwerer, je größer der Randwinkel und je größer der Absturzwinkel ist [1]).

Eine leicht verständliche Umkehr des 3. Satzes lautet:

4. Satz: Ein Flüssigkeitsrand breitet sich am leichtesten an Aufstiegflächen aus, leichter als auf geraden Ebenen und viel leichter als auf Absturzflächen. Absturzflächen werden um so schwerer von einem Flüssigkeitsrand überwunden, je größer der Absturzwinkel ist.

Man kann weiterhin aus Satz 1—4 noch folgende Zusammenfassungen ausziehen:

5. Satz: Ein Flüssigkeitsrand breitet sich auf winklig aneinander stoßenden Ebenen unter sonst gleichen Umständen um so leichter (d. i. mit um so geringerer Oberflächenzulage) aus, je kleiner die Schnittwinkel der betreffenden Ebenen sind. Ebene Flächen reihen sich dabei mit einem Schnittwinkel von 180° in die Mitte der Stufenfolge der sich wirklich schneidenden Ebenen (von weniger und mehr als 180° Schnittwinkeln) ein.

---

1) Man lasse seine Schwierigkeitsabschätzungen bei dem Uebertreten der Flüssigkeit auf den Absturz nicht durch die Wirkung der Schwere beirren, die wir bei unseren Betrachtungen ganz außer Kurs gesetzt haben (cf. p. 207).



Ferner 6. Satz: Ist der Schnittwinkel der berührten Ebenen kleiner als 180°, also ein Aufstiegwinkel in unserem Sinne, so dringt ein Randwinkel auf der aufsteigenden Fläche um so leichter vor, je größer der Randwinkel ist.

7. Satz: Ist dagegen der Schnittwinkel der berührten Ebenen größer als 180°, also ein Absturzwinkel nach unserer Nomenklatur, so dringt ein Randwinkel auf der Absturzfläche um so leichter vor, je kleiner der Randwinkel ist.

Ehe wir diese aus dem Minimalflächengesetz hervorgegangenen Ableitungen auf die Foraminiferenschale zur Anwendung bringen, haben wir uns daran zu erinnern, daß die Schalenwände keine ebenen Flächen darstellen, wie wir sie in Fig. 49 im Durchschnitt gezeichnet haben, sondern daß die Wände der Foraminiferenschalen als von Flüssigkeiten gebildete Minimalflächen (wenn schon nur in relativem Sinne) durchweg gekrümmt sind.

Die für uns also in Betracht kommenden „gekrümmten" Flächen lassen sich aber in bekannter Weise als aus einer außerordentlich großen Zahl von ebenen Elementarflächen zusammengesetzt denken, die sich winklig aneinander lagern. Für diese winklig aneinandergelagerten Elementarflächen würde dann dasselbe gelten, was wir seither für sich schneidende ebene Flächen auseinandergesetzt haben.

Wir würden dann eine nach außen gebogene, konvexe Fläche als eine aus unendlich vielen und unendlich kleinen Absturzflächen zusammengesetzte, eine nach innen gekrümmte, d. h. konkave Fläche aber als aus unendlich vielen und kleinen Aufstiegflächen zusammengesetzte Fläche zu denken haben und daraus ohne weiteres den Satz erhalten:

8. Satz. Ein Flüssigkeitsrand läßt sich bei gleichem Randwinkel auf einer gekrümmten Fläche um so schwerer ausbreiten, je stärker konvex die Krümmung, und um so leichter, je konkaver die Krümmung der Fläche ist.

Als Maß für die Krümmungen von Flächen sind die Krümmungsradien gebräuchlich, die wir hier noch in aller Kürze in unsere Betrachtungen einführen wollen.

Eine Kugel ist durch ihren Radius bestimmt. Will man die Krümmung der Kugel angeben, so braucht man bloß den Radius eines größten Querschnittes, also eines größten Kreises der Kugel anzugeben, der natürlich nichts anderes als der gewöhnliche Kugelradius ist, aber in Anbetracht des Zweckes, d. h. als Ausmaß für die Krümmung, dann als „Krümmungsradius" bezeichnet wird. Da sich nun aber auch in jedem Punkt x einer jeden anderen Kurve ein Kreis konstruieren

läßt, der sich der Kurve in x enger anschmiegt als jeder andere Kreis, sofern er in x mit der Kurve 3 unendlich benachbarte Punkte gemeinsam hat, so setzt man die Krümmung der Kurve in x derjenigen des genannten Kreises gleich und bezeichnet dann den Radius dieses, einen bestimmten Abschnitt der Kurve vertretenden Kreises als Krümmungsradius der Kurve im Punkt x, während der Kreis selbst als Krümmungskreis bezeichnet wird. Da nun weiterhin jede gekrümmte Fläche in irgend welchen Schnitten eine Kurve liefert, die sich aus Abschnitten von Krümmungskreisen bestehend darstellen läßt, so bezeichnet man als Krümmungsradius der Fläche den Radius des Krümmungskreises, der durch 3 unendlich benachbarte Punkte einer Schnittkurve der gekrümmten Fläche hindurchgeht. Es ist klar, daß bei einer beliebig gekrümmten Fläche der Krümmungsradius an jeder Stelle ein anderer sein kann [1]).

Um nun von unseren früheren Winkelbetrachtungen zu den Krümmungsradien zu gelangen, suchen wir nach den Beziehungen zwischen beiden, und zwar für den einfachsten Fall, für die Kugel nämlich, die uns in ihrem Durchschnitt ohne weiteres ihren Krümmungsradius und Krümmungskreis angiebt, der dann auch zugleich als Krümmungskreis anderer Kurven, bezw. anderer gekrümmten Flächen gelten kann.

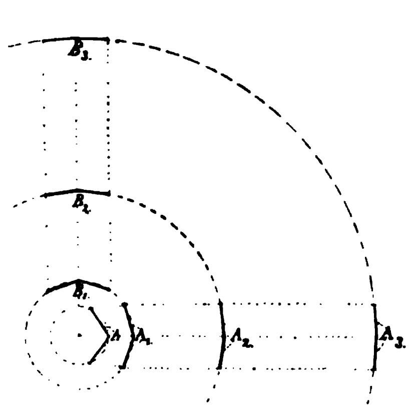


Fig. 50. Schema, soll zeigen, daß eine konkave Krümmung B_1 bis B_3 aus Elementarflächen dargestellt werden kann, die sich mit um so kleineren Aufstiegwinkeln schneiden, je konkaver die Krümmung ist, und daß andererseits konvexe Krümmungen A bis A_3 durch Elementarflächen darstellbar sind, die sich mit um so größeren Abfallwinkeln schneiden, je konvexer die Krümmung ist.

Fig. 50 zeigt uns, daß der Absturzwinkel gleichlanger Elementarsehnen eines Kugelkreises um so größer wird, je kleiner der Krümmungsradius der Kugel ist. Tragen wir nämlich in dem Durchschnitt einer beliebigen Kugel 2 Elementarebenen von gleicher Länge als Sehnen ein, so sehen wir, daß der (von außen zu messende) Absturzwinkel A dieser Elementarebenen größer ist als bei den größeren Kugeln die Absturzwinkel von gleich großen Elementarebenen, nämlich $A > A_1 > A_2 > A_3$. Betrachten wir nun in gleicher Weise die Innenflächen der Kugeln,

1) Als Krümmungsmaß einer Fläche reicht daher die Bestimmung eines einzelnen beliebigen Krümmungsradius nicht aus, sondern ein solches Maß ist bekanntlich erst in dem Gauss'schen Ausdruck $\frac{1}{\varrho_1 \varrho_2}$ gegeben, wo ϱ_1 und ϱ_2 die beiden Hauptkrümmungsradien bedeuten. Hauptkrümmungsradien sind der größte und der kleinste Krümmungsradius.

so ergiebt sich, daß bei gleicher Länge der Flächen die (von innen zu messenden) Aufstiegwinkel um so größer werden, je größer der Krümmungsradius der Kugel ist, denn $B_3 > B_2 > B_1$; da wir die Kugeln von beliebiger Größe angenommen haben und auch die Längen der Elementarebenen auf diese Winkelverhältnisse nicht ändernd einwirken können, solange die Ebenen gleiche Längen haben, so gilt das allgemein, und wir können jetzt unsere früheren Erfahrungen zunächst für die Kugel, dann für ihren Krümmungskreis, und von da aus für alle Krümmungskreise gekrümmter Flächen, und darum auch für die gekrümmten Flächen selbst, in folgende Form fassen:

9. Satz. Der Randwinkel eines Flüssigkeitsrandes läßt sich um so schwerer auf einer konvex gekrümmten Fläche vorschieben, je kleiner der Krümmungsradius der konvexen Fläche und je größer der Randwinkel ist, und desto leichter natürlich, je größer der Krümmungsradius der Fläche und je kleiner der Randwinkel ist. Auf einer konkaven Krümmung läßt sich der Randwinkel einer Flüssigkeit um so leichter verschieben, je kleiner der Krümmungsradius der Konkavität ist, mit der der Flüssigkeitsrand in Berührung tritt, und um so schwerer, je größer der Krümmungsradius der Konkavität ist.

g) Wird den im vorigen Abschnitt auf Grund des Minimalflächengesetzes und der Konstanz der Randwinkel zusammengestellten mechanischen Faktoren von dem Aufbau der Foraminiferenschalen wirklich Genüge geleistet?

Wir haben jetzt zu prüfen, ob die aufgestellten Sätze von dem Kammerbau der Foraminiferen eingehalten werden. Ist das in jeder Beziehung der Fall, so ist auch evident, daß die Flüssigkeitsgesetze den Aufbau der Foraminiferenschalen beherrschen, und hierdurch dann weiter argumentiert, daß die die Schale aufbauende Sarkode eine Flüssigkeit ist. Wir stellen vorerst einige allgemeingiltige Erscheinungsreihen in Prüfung, um dann noch einige Einzelbeispiele folgen zu lassen.

1. Prüfung allgemeingiltiger Erscheinungsreihen.

a) Allgemeingiltig ist die Erfahrung, daß jedesmal, wenn die Ausflußöffnung für die Sarkode (d. i. die Schalenmündung = Mündung der letzten Endkammer) innerhalb einer von den Schalenwänden gebildeten Hohlkehle liegt, sich die nächste Kammer stets in dieser Hohlkehle anlegt.

Von der Mündung aus betrachtet, bieten sich die Wände der Hohlkehle als Aufstiegflächen dar, denn zum Begriff der Hohlkehle gehört, daß die die Hohlkehle bildenden Wände Winkel von unter

180° miteinander bilden[1]), und wir haben solche Winkel (Fig. 49 *c* u. *d*; $A < 180°$) als Aufstiegwinkel bezeichnet. Aus Satz 4 (p. 215) folgt, daß der Sarkoderand am leichtesten (d. h. unter geringstem Oberflächenverbrauch) an Aufstiegflächen fortkommen muß, was also genau mit der Erfahrung übereinstimmt. Solange eine Hohlkehle da ist, solange sie nicht ausgefüllt ist, muß die Sarkode in ihr entlang fließen, denn jeder Uebertritt auf eine ebene oder konvexe Fläche[2]) würde mehr Oberflächenzulage verlangen als das

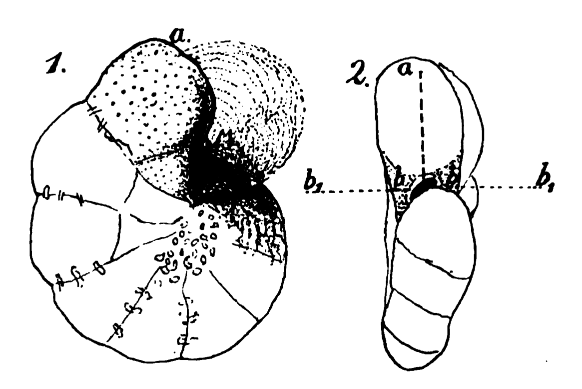


Fig. 51. Discorbina polystomelloides Park u. Jones. Vergr.: 24/1. Die während der Kammerbildung aus der Mündung (*M*) hervorquellende Sarkode ist schematisch eingetragen. Sie füllt die Hohlkehle, in der *M* liegt, aus und schiebt in der Hohlkehle ihren Rand bis *a* hin vor, obgleich sie den seitlichen Rand (*b*) der Hohlkehle viel früher als die Stelle *a* erreicht, weil sie an keiner Stelle den Hohlkehlenrand überfließen kann, solange die Hohlkehle nicht überall ausgefüllt ist. Fig. 2 zeigt in einer Frontansicht, wohin der Sarkoderand von *b* aus gelangt sein müßte, nämlich nach $b_1 b_1$, wenn er sich in der Richtung *b* ebensoweit wie in Richtung *a* bewegt hätte.

Ausfüllen der Hohlkehle — konkave Flächen kommen hierbei nicht in Betracht, da sie natürlich selbst wieder als Hohlkehlen angesehen werden müßten und deshalb keine Aenderung, sondern nur ein Fortbestehen der allgemeinen Lage veranlassen könnten. Solange die Hohlkehle an der Mündüng nicht ausgefüllt ist, so lange kann die Sarkode an keiner Stelle die Ränder der Hohlkehle überfließen, wenn sie es auch zur Ueberfließung der Ränder viel näher hat als zur vollständigen Ausfüllung der Hohlkehle, wie dies in Fig. 51 beispielsweise der Fall ist.

b) Allgemein ist weiterhin die Erfahrung, daß bei seitlich abgeplatteten Schalen die Sarkode normalerweise niemals auf die abgeplatteten Seiten während der Kammerbildung hinüberfließt, wo-

---

1) Winkel von gerade 180° würden eine ebene Fläche, von über 180° aber natürlich eine Vorbauschung, aber keine Hohlkehle, bedeuten.

2) Die wir als aus lauter elementaren Absturzflächen zusammengesetzt auffassen können.

durch natürlich die Abplattung, die bis ans Ende aufrecht erhalten wird, zerstört würde (Fig. 52).

Das begreift sich leicht, denn die seitliche Abplattung muß die Schale mit einem seitlichen Absturzwinkel versehen, der oft einer Größe von 270° nahekommt oder sie überbietet, wie Fig. 52b zeigen soll. Nach Satz 3 breitet sich aber ein Flüssigkeitsrand am allerschwersten über eine Absturzkante aus, und zwar um so schwerer, je größer der Absturzwinkel ist. Solange also noch Schalenwandstücke vorhanden sind, die sich unter kleinerem Winkel oder enstprechend geringerer Konvexität oder gar in konkaver Form an die bereits überflossenen Wandstrecken anschließen, muß die kammerbildende Sarkode die Seitenflächen frei lassen. Die Größe der Absturzwinkel erhält die Abplattung bis zu Ende aufrecht, nachdem sie an der Embryonalkammer oder einer der folgenden Erstlingskammern durch anomogene Spannung oder sekundäre Schalenablagerung einmal erzeugt ist.

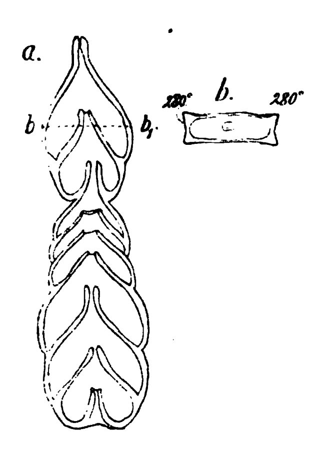


Fig. 52. Frondicularia compta Brady, eine stark abgeplattete Foraminifere, deren seitlicher Abfallwinkel, wie der ideelle (bei bb_1 Fig. a geführt gedachte) Querschnitt b zeigen soll, über 280° beträgt. Vergröß.: 50/1.

Bei denjenigen Nodosarien, die eine cylindrische Gestalt haben, wie die Fig. 53b abgebildete Nodosaria consobrina d'Orb., ist der Abfallwinkel von der Endfläche aus, aus welcher die Sarkode austritt, nach allen Seiten hin sehr groß, auch annähernd 270°, die Sarkode fließt daher auf die seitlichen Wände nicht über, sondern bäumt sich auf der schmalen Endfläche auf, so daß unter Langstreckung der Kammer die cylindrische Form gewahrt bleibt.

Aehnliches gilt für diejenigen Nodosarien, die auf einem Kammerhals ein umwulstetes Mundstück tragen, bei einem solchen Wulstrande ist der Absturz oft noch größer als 270°, so daß es der Sarkode schwer wird, einen solchen Wulst zu überwinden, und sich darum die neue flaschenförmige Kammer nicht über den Hals der voraufgehenden zurückschiebt (Fig. 54). Oft ist in solchen Fällen eine Reihe von Wülsten auf dem Schalenhals angebracht, welcher jeder dann als eine besondere Stauwehr gegen das Rückfließen der Sarkode andämmen muß. (Fig. 54, b.)

Bei solchen Nodosarien dagegen, bei welchen die Mündung auf einem weniger steilen Kegel ohne Mündungswulst gelegen ist,

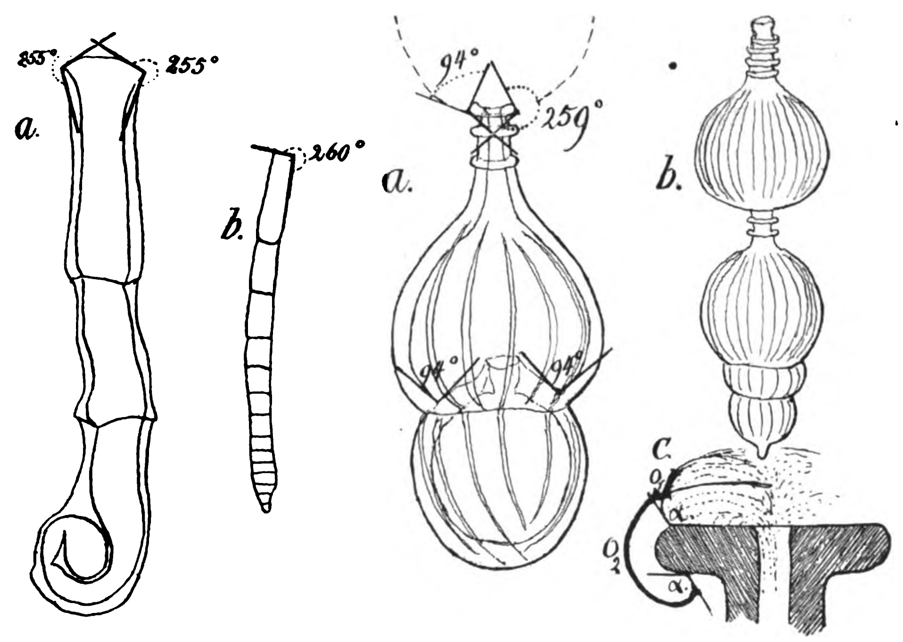


Fig. 53. Fig. 54.

Fig. 53. a Nodobacularia sp. n. (aus der Adria bei Lissa). Der Mündungsrand der Schale besitzt einen so großen Absturzwinkel (= 255°), daß die Sarkode über ihn nicht hinwegzufließen vermag, sondern sich bei jeder neuen Kammerbildung über den Mündungsrändern cylindrisch aufbaut. Vergr. 165/1. b Nodosaria consobrina (D'ORB). Vergr.: 40/1; von ihr gilt dasselbe.

Fig. 54. Zwei Foraminiferen aus der Gruppe der Nodosaria scalaris (BATSCH). a Ein jugendliches zweikammeriges Exemplar. Der Absturzwinkel am Mündungsrand beträgt 259°; der Randwinkel 94°. Vergr.: 200/1. b Ein älteres Exemplar, man sieht, daß die kammerbildende Sarkode bei Anlage der Endkammer nicht über die Halswülste nach hinten zurückgeflossen ist. Vergr.: 60/1. (a = Kanadabalsampräparat in durchfallendem Licht, b freie Schale bei auffallendem Licht.) c Schema, welches zeigen soll, daß ein unter beliebigem Randwinkel α vordringendes Sarkodevolumen viel weniger Oberfläche erzeugen muß, wenn es sich über einem Mündungswulst aufschichtet, als wenn es denselben überfließt. Im ersten Falle erzeugt es bloß die zwischen α und c gelegene Oberflächenstrecke O_1, im zweiten Falle müßte es das viel größere Oberflächenstück O_2 neu erzeugen. Die dunkle Schraffierung giebt den Mündungshals im Durchschnitt.

greifen die späteren Kammern offenbar leichter auf die früheren Schalenteile zurück (Fig. 55).

Im übrigen gilt das von den Nodosarien Gesagte nur im großen und ganzen und hat nicht den Vollwert unserer übrigen Zusammenstellungen, weil hier der Sarkode keine Auswahl von ver-

schiedenen Flächen bei ihrem Wege aus der Mündung heraus zu Gebote steht, sondern weil nach rückwärts nach allen Seiten hin (d. h. in radiärer Richtung um die Mündung herum) nur gleich geneigte Absturzflächen vorhanden sind, von denen nur empirisch festgestellt werden kann, ob sie überwunden werden oder nicht; das hängt aber begreiflicherweise nicht bloß von dem Absturzwinkel und dem Randwinkel der vordringenden Sarkode, sondern auch von den Spannungsverhältnissen in der Sarkode selbst und der Menge der letzteren ab, über die sich im voraus nichts aussagen läßt. Nur wenn sich verschiedenartig geneigte Flächen um die Mündung herum befinden, wie bei den meisten anderen Foraminiferen, läßt sich mit Bestimmtheit angeben, welchen Weg die Sarkode einschlagen muß, ohne daß man die Stärke der Innenspannung und die Menge der ausgeflossenen Sarkode kennt [1]).

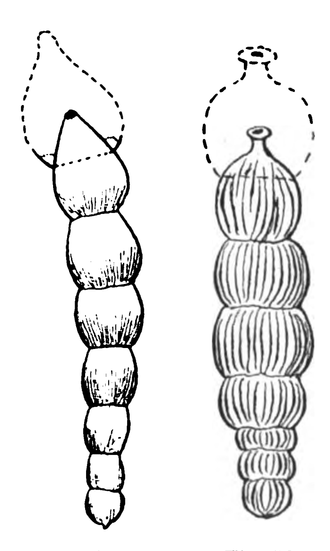


Fig. 55. Fig. 56.

Fig. 55. Nodosaria soluta Reuss (gestreifte Varietät) mit allmählich konisch zugespitzter Mündungspartie, infolge deren die kammerbildende Sarkode ein größeres Stück auf die vorangehende Kammer zurückfließt. Vergr.: 20/1.

Fig. 56. Nodosaria perversa Schw., nach H. B. Brady 84, Taf. 64, Fig. 26. Vergr.: 40/1; die hinzugedachte Endkammer ist punktiert. Die Sarkode scheint hier „trotz des Mündungswulstes" über den Mündungshals auf die vorausgehende Kammerwand zurückzufließen. (Leider kenne ich die Form aus eigener Erfahrung nicht.)

So kommen denn auch, wenn schon seltener, Nodosarien mit umwulstetem Mündungshals vor, die trotz der Umwulstung ihre neue Kammer auf die Wände der vorhergehenden überführen und erst an der Stelle stärkster Konvexität der berührten Kammerwände Halt machen (Fig. 56).

Ein Gesetz ohne Ausnahme fällt bei diesem Zurückgreifen der späteren Kammern auf die früheren bei den betreffenden Nodosarien auf. Das Uebergreifen tritt bei den kleineren Erstlingskammern viel häufiger und immer intensiver auf als bei den späteren größeren End-

1) Die Sarkode wird nach unseren Erwägungen stets, solange sie weiterfließt, diejenigen Flächen wählen, zu deren Ueberfließung sie den geringsten Oberflächenzuwachs braucht, ganz einerlei, wie groß im speciellen Falle die Innen- und Oberflächenspannung der Sarkode ist.

kammern (Fig. 54b). Das läßt sich nicht aus dem Verhalten der Randwinkel und Absturzflächen allein ableiten, sondern muß noch besondere Gründe haben. Daß dieses Verhalten zweckmäßig ist, weil es den im allgemeinen dünnwandigen jungen Schalen eine größere Konstruktionsfestigkeit mitteilt, habe ich in früheren Arbeiten bereits auseinandergesetzt. (Rh. 95, p. 76). Zweckmäßigkeitsgründe geben aber nur an, warum ein Ding „erhaltungsmäßig" war, d. h. warum es von der Censur der natürlichen Zuchtwahl durchgelassen worden ist; sie sagen gar nichts darüber aus, wie das von der Zuchtwahl gut geheißene Ding zu stande kommt. Für das Zustandekommen selbst können, da es sich um eine Massenverlagerung (von der Mündung nach hinterwärts) handelt, nur mechanische Gründe maßgebend sein, die ich aber für den genannten Specialfall zur Zeit nicht anzugeben vermag.

c) Wir wissen bereits (cf. p. 192), daß bei excentrischem Verlaufe der Mündungsachse der größere Randwinkel der Mündungsachse dicht anliegt, und haben früher (p. 203) vorweggenommen, daß diese allgemein giltige Erscheinung ihre Erklärung findet durch die zähere Beschaffenheit des Mündungsplasmas und die schwierigere Vorschiebung eines größeren Randwinkels auf einer gekrümmten Fläche (kleineren Randwinkeln gegenüber). In betreff des letzteren Punktes muß hier noch die nähere Ausführung für α) konkave und für β) konvexe Flußflächen folgen.

α) Liegt nämlich die Ausflußöffnung für die Sarkode, wie so häufig in einer Hohlkehle, so rückt ein Randwinkel um so leichter vor, je größer er ist, denn es handelt sich dann um Aufstiegflächen, die unter einem Winkel von weniger als 180° aufeinander treffen, und an diesen steigt nach Satz 6 (p. 216) ein größerer Randwinkel leichter empor als ein kleinerer. Der größere Randwinkel wird also von der Hohlkehle Besitz ergreifen, da er hier dem kleineren Randwinkel gegenüber im Vorteil ist. Die Sachlage ändert sich aber sofort, wenn die Hohlkehle ausgefüllt ist und die Sarkode auf die übrige Schalenwand übertreten muß, der ganz allgemein eine konvexe Krümmung zukommt. Da wir uns nämlich eine konvexe Fläche als aus elementaren Absturzflächen (mit Schnittwinkel von über 180°) zusammengesetzt denken können, so ist der gößere Randwinkel beim Uebertritt auf die konvexe Schalenfläche dem kleineren Randwinkel gegenüber im Nachteil, denn nach Satz 7, p. 216 rückt auf Absturzflächen ein Randwinkel um so leichter vor, je kleiner er ist. die Sarkode muß also, sobald die Hohlkehle ausgefüllt ist, mit ihrem kleineren Randwinkel vorwärts fließen, denn er fließt leichter voran, d. h. er beansprucht eine geringere Oberflächenzulage von seiten der Sarkode als der größere Randwinkel; so bleibt der größere Randwinkel an der früheren Hohlkehle und hierdurch in der Nähe

der Mündungsachse liegen, während der kleinere auf den konvexen Schalenwänden weiter vorrückt. q. e. d.

β) Ist die Schalenmündung direkt auf einem konvexen Schalenwandteile gelegen, so ist von vornherein der größere Randwinkel dem kleineren gegenüber im Nachteil (nach Satz 9). Ist also die Sarkode mit ihren beiden Randwinkeln auf die konvexe Außenfläche der Schale übergetreten, so wird sie nur nach der Seite des kleineren Randwinkels hin vorwärtsfließen, der größere aber rührt sich nicht von der Stelle, d. h. er bleibt auch hier an der Mündung liegen. q. e. d.

2. Prüfung einzelner Fälle als weitere Stichproben auf die Giltigkeit der Flüssigkeitsgesetze für den Kammerbau.

Wir wollen in diesem Abschnitte die Geltung des Minimalflächengesetzes neben der Randwinkelkonstanz direkt an einer willkürlich herausgegriffenen Schale prüfen und dann den Nachweis zu erbringen suchen, daß nicht nur die normal ausgebildete Foraminifere, sondern auch die in Regeneration befindlichen Schalen denselben mechanischen Faktoren unterworfen sind.

Cristellaria reniformis als Beispiel.

Wir wählen als Beispiel eine Cristellaria, weil bei diesem Genus die Mündung so weit nach dem peripheren Schalenrande verschoben ist, daß die austretende Sarkode äußerst frühzeitig mit diesem Rande in Berührung kommen muß und darum reichlich Zeit fände, auf diesen überzukippen, wenn es ihr möglich wäre. Wir wollen nun zeigen, warum es ihr nicht möglich ist.

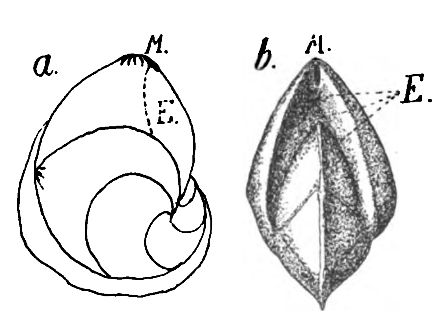


Fig. 57. Cristellaria crassa d'Orb. a von der Seite; b von vorne; *E* die Eindellung der Schale unterhalb der peripher gelegenen Mündung (*M*). Vergr.: 35/1.

Innerhalb des Genus lassen wir diejenigen zahlreichen Formen außerhalb unserer engeren Wahl, die, wie Cristellaria crassa d'Orb. (Fig. 57b), ihre Mündung nochmals in eine besondere Hohlkehle eingesenkt haben (*E*), weil wir die Anziehungskraft solcher Hohlkehlen in ihrer Wirkung schon kennen gelernt haben. Wir wählen als ein schwierigeres Beispiel die in Fig. 58 abgebildete Cristellaria reniformis d'Orb., die an Stelle

einer Hohlkehle eine Abplattung oder sogar eine geringgradige konvexe Wandwölbung auf derjenigen Fläche aufweist, die empirisch bei der Kammerbildung überflossen wird.

Zunächst ist es nun wichtig, festzustellen, von welcher Ebene aus die Sarkode ihren Vormarsch beginnt. Das wird diejenige Ebene sein, die man sich durch den Mündungsrand hindurchgelegt denken kann. Da ein Mündungsausschnitt, wie die Frontalansicht

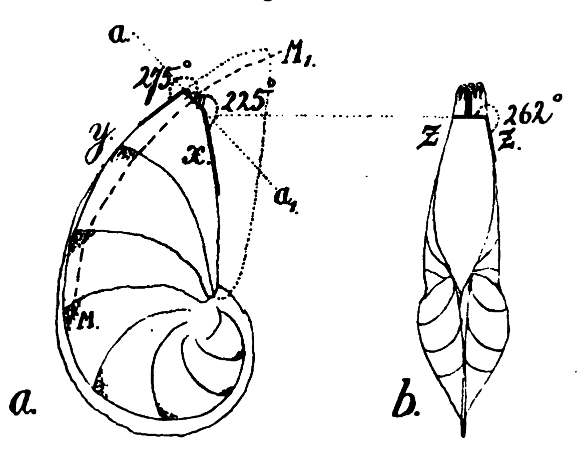


Fig. 58. Cristellaria reniformis D'ORB. a von der Seite; b von vorne; MM_1 Mündungsachse. Alles übrige im Text. Vergr.: ca. 20/1. (Umrisse nach BRADY 84, Taf. 70, Fig. 3.)

Fig. 58 b zeigt, sich nach der Nabelseite der Schale besonders hinneigt — ein Verhalten, das unsere Form mit vielen anderen Genusgenossen teilt (vergl. auch Fig. 57 b) — wird diese Ausgangsfläche für die Sarkode nach der Nabelseite der Schale stärker geneigt sein als nach der Dorsalseite hin, also etwa die durch die Linie $a a_1$ markierte Lage haben; auf dieser idealen Ebene würden alle Randwinkel in gleicher Weise vorankommen, die Sarkode muß aber diese Ebene verlassen und den anschließenden Schalenwänden entlang fließen; als solche bieten sich ihr die beiden seitlichen Flächen z und die Ventralfläche x und die Dorsalfläche y dar. Diese Flächen sind ohne Ausnahme alle Absturzflächen, und es kommt nun darauf an, welche derselben den kleinsten Winkel mit der Ausgangsebene a bildet, denn Absturzflächen sind zwar stets schwer (daher Aufbauschung der Sarkode zum Kammerhohlraum), aber unter sonst gleichen Bedingungen für jede Art von Randwinkeln um so leichter zu überwinden, je kleiner die jeweiligen Absturzwinkel sind. Wir erinnern uns, daß unsere Winkel von außen auf der Meerwasserseite gemessen werden müssen und finden mit dem Transporteur, daß die

seitlichen Abfallwinkel nach z ungefähr 262°, nach der Ventralfläche x ungefähr 225° und nach dem Rücken y hin ca. 275° betragen ... (a). Die berührten Wandflächen sind überall, wenn auch nicht überall im gleichen Grade konvex und daraus folgt, daß ein Flüssigkeitsrand mit seinem Randwinkel auf den Wandflächen um so besser vorankommen muß, je kleiner der Randwinkel ist (nach Satz 9). Wenn also ein Flüssigkeitsrand wie unsere Sarkode gleichzeitig 2 Arten von Randwinkeln besitzt — was sie vermöge ihrer anomogenen Schaumspannung kann und als einheitliche Flüssigkeit nicht besitzen könnte — so kann sie nur mit ihrem kleineren Randwinkel vorfließen, ihr größerer, der zu seinem Transport mehr Oberflächenzulage gebrauchen würde, rührt sich nicht von der Stelle, er bleibt an der Mündung liegen, wie wir früher schon gesehen haben ... (b). Aus unseren Erwägungen a und b folgt unmittelbar, daß die Sarkode der von der Ausgangsebene $a\,a_1$ aus weniger abstürzenden Ventralfläche folgen muß (225° Absturzwinkel gegen 275° der Rückenseite und 262° den Seitenflächen gegenüber) und daß auf dieser Ventralfläche der kleinere Randwinkel vorfließen muß, während der größere an der Mündung stehen bleibt. Also genau, wie es den Thatsachen entspricht.

Neben der Ventralfläche mit 225° Absturzwinkel käme zunächst die Lateralfläche mit 262° als Abflußfläche in Betracht und zuletzt erst die Dorsalfläche mit 275°. Obgleich die 50°, um welche der Absturzwinkel der Rückenfläche größer ist, an sich schon eine gute Abwehr gegen den Sarkodeübertritt darstellen muß, finden wir an der abgebildeten Schale noch eine weitere Abwehr

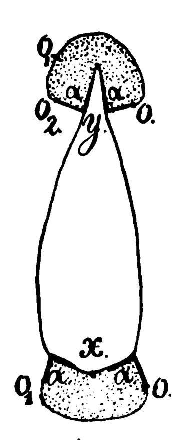


Fig. 59. Theoretisches Schema. Durch die Schale Fig. 58 ist ein der Ausflußebene $a\,a_1$ (Fig. 58) parallel gelegter Schnitt dargestellt, der zeigen soll, daß die punktierte (gleiche) Sarkodemenge bei Beibehaltung desselben Randwinkels α eine viel größere Oberflächenentwickelung verlangen würde, wenn sie den dorsalen Kamm (y) umfließen müßte, als wenn sie, wie thatsächlich geschieht, die Ventralfläche X als Flußfläche benutzt. Zur Ueberfließung von X gebraucht sie bloß das Oberflächenstück OO_1 (bei x), zur Ueberfließung von y würde sie dagegen die Oberflächenstrecke $O\,O_2$ bilden müssen, die um O_1O_2 größer ist als OO_1 bei x.

in der Zuspitzung bezw. in dem Kamme, mit welchem der Schalenrücken ausgestattet ist. Die gleichen Sarkodemengen mit gleichem Randwinkel α würden zur Ueberfließung des Kammes[1]) bei einer

1) Derartige Rückenkämme kommen bei Cristellarien vielfach zur Ausbildung; sie sind unter sonst gleichen Verhältnissen für die

gleichen Sarkodemenge eine weit größere Flüssigkeitsoberfläche gebrauchen, als sie zur Ueberfließung der abgeplatteten Ventralfläche benötigen (Fig. 59).

Anders als die „Rückenkämme“ wirken ähnliche Erhebungen, wenn sie sich als Scheidewände in die Thalsohle einer konkaven Einsenkung einstellen (Fig. 57 b). Dann teilen sie die konkave Einsenkung in zwei konkave Einsenkungen, so lange das Niveau der Sarkode noch nicht über sie hinweggestiegen ist und jede dieser Einsenkungen ist konkaver, als die ungeteilte Einsenkung wäre. Der Sarkodezufluß wird also nicht erschwert, sondern erleichtert. Derselbe Kamm, der auf der konvex gekrümmten Rückenseite das Ueberfließen der Sarkode verhindert, erleichtert auf der konkaven ventralen Hohlkehlseite das Vorfließen der Sarkode.

h) Die Giltigkeit des Minimalflächengesetzes und der Randwinkelkonstanz bei regenerierten Foraminiferenschalen.

Max Verworn (88) hat experimentell gezeigt, daß Foraminiferen im stande sind, Verletzungen ihrer Schalen wieder auszuheilen. Selbst Bruchstücke von Foraminiferen vermögen ihre Schale wieder zu regenerieren, sofern sie in ihrem Innern Kerne besitzen. (Kernlose Weichkörperstücke produzieren keine Schalen.) Schaudinn (94) und Lister (95) haben gezeigt, daß die weitaus meisten Foraminiferen auf sehr frühen Lebensstadien vielkernig werden; die Vielkernigkeit muß die Regenerationsmöglichkeit erhöhen, weil die Wahrscheinlichkeit, daß lädierte Individuen oder losgetrennte Bruchstücke von ihnen Kerne enthalten, natürlich mit der Anzahl der im unverletzten Individuum enthaltenen Kerne wächst.

Man trifft daher regenerierte Schalen gelegentlich bei ganz außerordentlich vielen Species an. Regenerationen sind bei Schalen von leicht zerbrechlicher Konstruktion selbstredend im allgemeinen häufiger als bei solchen von festerer Konstruktion und bei sonst gleichen Verhältnissen (d. h. gleicher Größe, gleicher Festigkeitskonstruktion etc.), bei Flachwasserformen, namentlich wenn sie in der Gezeitenzone wohnen, häufiger als bei Tiefenbewohnern, bei bodenlebigen häufiger als bei pelagischen Formen. Im Flachwasser ist die Wasserbewegung um vieles intensiver als in der Tiefe und

Randwinkel um so schwerer passierbar, je größer die Randwinkel sind, denn sie lassen sich auf den konvexen Rückenflächen als besonders konvexe Stellen mit sehr kleinem Krümmungsradius auffassen (cf. Satz 9, p. 218).



gleichzeitig bietet der Grund des Flachwassers mit seinem Gestein, Geröll und üppigerem Bewuchs zahlreichere Klippen bezw. Widerstände, an denen die Schalen zerschellen können.

Derartige Regenerationen lassen sich auch späterhin noch deutlich erkennen, und man kann von dem Aussehen der Schalen ablesen, wie die Regenerationen zu stande gekommen sind; sie zeigen (ebenso wie die normalen Schalen), wie sehr der Bau der Foraminiferenschalen von dem Minimalflächengesetz und der Randwinkelkonstanz beherrscht wird.

Hier wird unter Umständen an der Regenerationsstelle der frühere, einheitlich durchgeführte Bauplan der Schale der Randwinkelkonstanz und dem Minimalflächengesetz zum Opfer gebracht. Der Sinn der Spirale kann wechseln oder die Mündungen der während und nach der Regeneration neu aufgebauten Kammern können sich ganz unabhängig von der Lagerung der Mündungen im alten Schalenstück anlegen, nur weil die für die Randwinkel (unter dem geringsten Oberflächenaufwand von seiten der Sarkode) am leichtesten überfließbaren Krümmungen der Schalenwunde und Wände von der das Regenerationswerk ausführenden Sarkode aufgesucht worden sind.

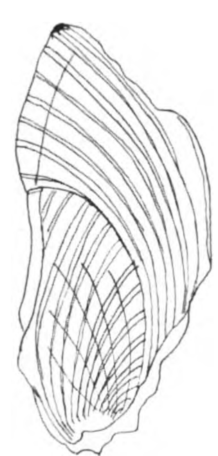


Fig. 60. Eine regenerierte Cristellaria, bei welcher das nach oben liegende Regenerat eine andere Windungsrichtung eingeschlagen hat als der frühere Schalenteil. (Nach Fornasini 96, Fig. 1.)

In den meisten Fällen läßt sich allerdings das Bestreben, die Mündungsachse im regenerierten Schalenteil fortzuführen, nicht verkennen, so bleibt sie in den Figg. 69, 71 u. 72 vollständig erhalten, während sich in Fig. 60 bei dem Umschlag der Spirale zwar immer noch die Mündungsachse des Regenerats direkt an die Mündungsachse des Schalenbruchstückes anfügt, aber doch schon die Krümmungen der Mündungsachsen im Regenerat und im Schalenbruchstück nicht bloß nicht mehr gleiche, sondern direkt entgegengesetzte sind, offenbar weil die Sarkode nicht über den Absturz des linksseitigen Bruchrandes der Schale hinwegkommen konnte und deshalb der Rückenkrümmung des Schalenbruchstückes entlang geflossen ist[1]).

1) Schon im Jahre 1896, als ich von der Gleichheit der Randwinkel noch nichts wußte, war mir dies Verhalten bei den Schalenregenerationen

Das also immerhin deutliche Streben, die Mündungsachse des Regenerats direkt an diejenige des Schalenbruchstückes anzulegen, wird einfach auf die größere Kohärenz des Mündungsplasmas zurückzuführen sein, wir mußten ja wegen des größeren Randwinkels diesem Plasma bereits eine größere Kohäsion zuschreiben.

Daß die Fortführung der Mündungsachse aber kein notwendiges Postulat für die Regeneration darstellt, wird durch das interessante Stück (Fig. 61) dargethan. Das Mündungsplasma liegt hier median; links und rechts an den übergreifenden Kammerenden werden gleiche Randwinkel verlangt, die im übrigen bei der abgebildeten Form wegen sekundärer Schalenauflagerungen nicht erkennbar hervortreten. Die vorfließende Sarkode hat mit ihren Randwinkeln an den mit * bezeichneten Abstürzen halt gemacht, die von größerer Kohäsion des Mündungsplasmas geforderte Vorbauschung der Sarkode hat sich infolge der Spannungsgesetze dahin gelagert, wo sie mit der geringsten Oberflächenvergrößerung die von ihr geforderte Ausbauschung erzielen konnte, nicht dahin, wo früher bei der unzerbrochenen Schale die Vorbauschung lag; so ist sie zur Ursache einer neuen Lagerung (M_1A_1) der Mündungsachse im Regenerat geworden, die mit der alten (MA) einen beliebigen Winkel, hier von über 90°, bildet. Dieser Fall, dem sich noch manche anfügen ließen, zeigt, daß die Innenstruktur der Foraminiferensarkode keine „unverrückbare“ ist, und daß die Endfläche, auf welche sich die kammerbildende Sarkode mit ihren relativen

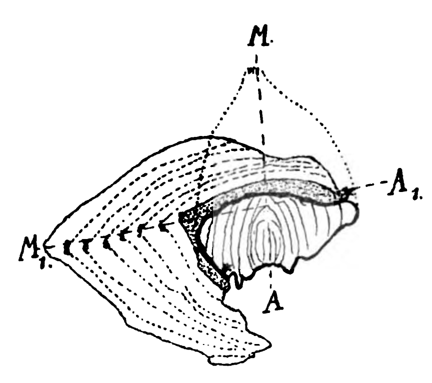


Fig. 61. Ein regeneriertes Bruchstück von Frondicularia annularis D'ORB.; in dem Regenerat hat die Mündungsachse (MA_1) eine andere Richtung angenommen als diejenige der früheren (durch die Punktlinie schematisch ergänzten) unverletzten Schale inne hatte. (Nach SILVESTRI 99, Taf. 4, Fig. 1.) Vergr.: 8/1.

aufgefallen, ich sagte damals (Zool. Centralbl., 3. Jahrgang, 1896, p. 680 zu 681. Fußnote): „Es erweckt den Eindruck, als ob die Kammern bei ihrer ersten Entstehung auf eine bestimmt gekrümmte Ansatzfläche berechnet seien. Wenn sich zwei oder mehrere Ansatzflächen von derselben Krümmung darbieten, so scheint unter besonderen Umständen auch einmal eine solche Fläche benutzt zu werden, die ursprünglich nicht für den Kammeransatz bestimmt ist.“ Die „bestimmt gekrümmte Ansatzfläche“ ist einfach diejenige, welche das Vorfließen des Randwinkels unter geringstem Oberflächenverbrauch zuläßt.

Minimalflächen und ihren typischen Randwinkeln aufsetzen muß — also dieselbe Endfläche, die als Bruchnarbe bei der Regeneration zerbrochener Schalen eine ganz beliebige und zufällige Gestalt besitzen kann —, bei der Gestalt der neuerzeugten Kammer eine viel ausschlaggebendere Rolle spielt, als die Innenstruktur des Weichkörpers des alten Schalenteiles mit seinen erhalten gebliebenen Kammern. Die alte Mündungsachse wird nur dann aufrecht erhalten, wenn sich von ihr aus die für den Randwinkeltransport geeignetsten Schalenwandflächen erreichen lassen. Anderenfalls wandert die Sarkode auf den geeignetsten Flächen und zieht das von uns postulierte zähere Mündungsplasma mit sich fort; auf diese Weise die Mündungsachse verlagernd. Diese Verlagerung hat für uns nichts Unbegreifliches, da wir wissen, daß bei dauerndem Zug und Druck[1]) die lebende, wabigflüssige Zellleibsubstanz sich wie eine plastische Masse verhält (Teil I, p. 371); d. h. also sich nach Maßgabe der Druck- und Zugwirkung formt, wobei noch zu berücksichtigen ist, daß hier Kapillarkräfte (Adhäsion) ziehen helfen. Daß der frühere Aufbau des Regenerators für den Bau des Regenerates nicht maßgebend ist, läßt sich auch bei solchen Formen erkennen, die wie die Orbitolitesarten ihre Randwinkel zu sehr durch Schalensubstanz ausrunden (cf. p. 189), um eine Messung derselben zu gestatten.

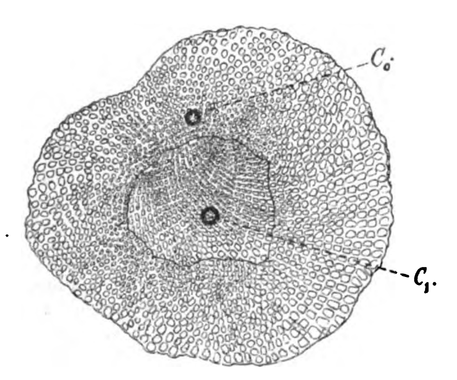


Fig. 62. Eine regenerierte Schale von Orbitolites duplex Carp. Das im Innern der Schale deutlich kenntliche Bruchstück besaß keine Embryonalkammer. Diese wird im unverletzten Tier, der Kammeranordnung nach zu urteilen, bei C_0 gelegen haben; der Mittelpunkt der regenerierten Kammerringe ist aber C_1 und fällt also nicht mit der Embryonalkammer der vormals unverletzten Schale zusammen. Durchm. 2,7 mm.

Man findet gerade bei den Orbitoliten wegen ihres flachen scheibenartigen zerbrechlichen Aufbaues (cf. Rhumbler 97, p. 60) sehr häufig regenerierte Schalen. Für sie gilt als durchgängige Regel, daß die Embryonalkammer, die bei der unverletzten im Centrum der Scheibe liegt, auf die Ausbildung des Regenerates gar keinen Einfluß ausübt, sondern daß die regenerierten Kammerreihen sich zunächst in konzentrischen Rahmen um die Bruchflächen legen und die später

1) Die kammerbildende Sarkode fließt nur sehr langsam vor.

hinzukommenden Kammerreihen das aus der Oberflächenspannung der kammerbildenden Sarkodeteile ableitbare Streben nach Abrundung der Schalenperipherie dadurch bekunden, daß sie mehr und mehr die regenerierte Schale der Gestalt einer Kreisscheibe wieder zuführen. Die neu entstehende mehr oder weniger kreisrunde Scheibe hat aber dann natürlich einen ganz anderen Mittelpunkt als die frühere unzerbrochene Schale, er liegt in einer x-beliebigen Kammer, die keinerlei besondere Ausbildung erhält, während bei der unverletzten Schale das Scheibencentrum regelmäßig von der stets specifisch ausgebildeten Embryonalkammer eingenommen wird. Wie gering die Bedeutung der früheren Centrierung der Kammerreihe auf die Embryonalkammer ist, geht allein schon daraus hervor, daß auch Schalenstücke ohne Embryonalkammer zu regenerieren vermögen.

Es reicht aus, daß die Bruchstücke Kerne besitzen; alles Uebrige wird dann von den neuen Spannungsverhältnissen (nicht nach einem unverrückbaren Bildungsplan [cf. Rhumbler 02a]) durch die Form des als Flußfläche dienenden und in seiner Umgrenzung beliebigen Bruchrandes bestimmt. Die Details der Kämmerchenbildung bei der cyklisch wachsenden Orbitolites habe ich früher schon mechanisch entwickelt (Rhumbler 02 (a), p. 251 ff.) und ich füge hier nur einiges an, was sich auf die Regeneration der Schale bezieht.

Die Orbitolitesschalen zerbrechen, der Dünnheit der Scheiben entsprechend, mit scharfen Bruchrändern, deren Abfallwinkel in der Regel im Mittel ohne Frage auf ungefähr 270° anzunehmen sein wird. Diese Abfallwinkel werden bei der Regeneration in bekannter Weise (cf. p. 219 zu 220) verhindern, daß die Sarkode auf die Seitenflächen der Schalenbruchstücke übertritt; die ursprüngliche Scheibenform der Orbitolites wird sich deshalb in der Regel auch im Regenerat erhalten. Die regenerierten Kammern legen sich nun, da sie überall am Bruchrande erzeugt werden, als konzentrische Rahmen um den Bruchrand herum. Die aus kleinen Sekundärkämmerchen bestehenden Regenerationsrahmen sind aber nicht in ihrem ganzen Verlaufe gleich breit, sondern es ist bemerkenswert, wie schon Carpenter, Parker and Jones (62, p. 119) hervorgehoben haben: „that the breadth of these rows varies in different parts, being least where they invest the projecting portions of the fractured edge, and greatest where they sink into its hollows“ (cf. auch Carpenter 83, p. 37 und die dort angegebenen Figuren). Diese Breitenschwankungen der Kämmerchen erklären sich nach unseren Gesetzen einfach daraus, daß alle vorstehenden Ecken des Bruchrandes Stellen mehr oder weniger großer Konvexität, alle Einbiegungen des Bruchrandes aber Stellen

verschiedengradiger Konkavität darstellen. Da nun die Sarkode auf Konkavitäten der Flußfläche mit jedwedem Randwinkel leichter vorfließen kann als auf Konvexitäten derselben, so wird aus dem kommunizierenden Kammersystem des Bruchstückes zur Zeit der Kammerbildungsperiode unter dem gleichen allgemeinen Aufquellungsdruck der Sarkode in gleichen Zeiten mehr Sarkode in die konkaven als in die konvexen Bruchrandstellen vorquellen, und die Kammern müssen in den konkaven Einsenkungen des Bruchrandes breiter ausfallen, an den konvexen Vorsprüngen schmäler. Diese Verhältnisse bleiben bestehen, bis die schneller an Breite zunehmenden konkaven Kammerbaustellen mit den langsamer wachsenden konvexen in dieselbe kreisförmige Niveaufläche eingeordnet sind. Ist das jedoch erreicht, dann wachsen die Kammerringe in normaler Weise gleichmäßig weiter. Dabei ist aber weiter noch in Rücksicht zu ziehen, daß diejenigen Kämmerchen des Bruchrandes, die dem ursprünglichen Scheibenrand der noch unzerbrochenen Schale näher lagen, wegen größeren Rauminhaltes mehr Sarkode enthalten und deshalb auch mehr Sarkode bei der Regeneration vorquellen lassen als die kleineren, früher mehr centran gelagerten Kämmerchen; auf der ursprünglichen Randseite fallen daher auch die regenerierten Kämmerchen etwas breiter aus als auf den früheren Centralpartien.

Man wird diese Verhältnisse unschwer im Photogramm 3 der Tafel erkennen; man sieht, wie dieselben das Bruchstück wieder allmählich zu einer Kreisscheibe umzuwandeln bestrebt sind, wenn man die einzelnen Regenerationsringe auf ihrem Umfauf verfolgt. Die neuen Kammerkreise sind aber ohne Beziehung zu der Lage der früheren unverletzten Kammerkreise, an deren Stelle sie während der Regeneration getreten sind. Die Regenerationskammern haben sich nur nach der ihnen dargebotenen Flußfläche gerichtet, nach dem Bruchrande, welche die regenerierende Sarkode nach unseren Gesetzen mit ihren Randwinkeln überflossen hat, ganz unbekümmert darum, daß der frühere Bauplan der Schale dabei vollständig im Stiche gelassen werden mußte (Fig. 62).

Dasselbe Verhalten zeigt sich nicht nur bei ähnlichen Regenerationen anderer Formen, sondern auch bei anderen Schalenanomalien.

Figur 63 führt eine Chapman (98) entnommene Vaginulina recta Reuss vor, bei welcher — sei es durch eine orale Schalenverletzung, sei es durch einen mechanischen gewaltsamen Anstoß von außen oder aus sonst einem ungewöhnlichen Grund — die 8. Kammer eine ungewöhnliche auf die Abplattungsfläche übergreifende Lagerung angenommen hat. Die 8. Kammer ist recht-

winklig zu den früheren 1—7 orientiert, und die 9. Kammer hat sich ihr angeschlossen; sie ist also der 8. gefolgt, der sie aufsitzt und nicht dem ursprünglichen von den Kammern 1—7 verfolgten Bauplan.

Es kommen oftmals Schalenspaltungen vor, die durch irgendwelche mechanische Störungen von außen her veranlaßt sein werden [1]). Einerlei, wie sie in speciellen Fällen zustande gekommen

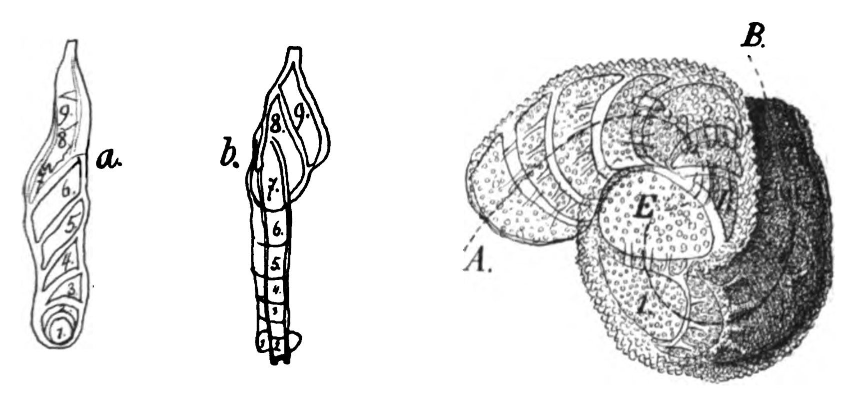


Fig. 63. Fig. 64.

Fig. 63. Anormal gewachsenes Exemplar von Vaginulina recta Reuss (aus dem Gault von Folkestone); die 8. Kammer ist während ihrer Entstehung (offenbar durch eine gewaltsame Störung) auf die abgeplattete Seitenfläche der Schale übergekippt und die folgende (9) hat sich ihr angeschlossen. Vergr.: 40/1. (Nach Chapman 98, Taf. 2, Fig. 12.)

Fig. 64. Ein Spaltungsmonstrum von Polystomella crispa L.; Vergr.: ca. 120/1. Nach einem mir gütigst von Herrn Fr. Winter in Frankfurt a. M. übersendeten Präparat. Alles Uebrige im Text.

sein mögen, sobald die Spaltung aufgetreten ist, bleibt sie erhalten und es entstehen jene sogenannten „Doppelmonstra", die in der Litteratur schon mehrfach bekannt gemacht worden sind und die man nicht mit aus Verwachsung entstandenen Schalen verwechseln darf, indem die letzteren naturgemäß ihrem doppelten Ursprung entsprechend immer zwei Embryonalkammern aufzuweisen

1) Während der Abscheidung und dem „Festwerden" der Schalensubstanz müssen äußere Eingriffe sehr leicht Deformationen und Durchschneidungen der kammerbildenden Sarkode veranlassen können. Bringt man Quecksilbertropfen in eine ganz dünne Chromsäurelösung, so überziehen sich dieselben mit einer äußerst zarten Haut und die Anwesenheit dieser Haut ermöglicht es, daß man den Tropfen in beliebiger Weise eindellen und einschneiden kann, ohne daß sich die Dellen und Schnittfurchen wieder ausgleichen.

haben müssen, während die bloß gespaltenen Schalen ihrer einfachen Herkunft entsprechend nur eine besitzen.

In Fig. 64 ist eine Polystomella crispa L. abgebildet, welche von einer mittleren Kammer *E* aus [welche wahrscheinlich die Embryonalkammer, vielleicht aber auch ein abgebrochenes Kammerstück eines anderen zerbrochenen Individuums darstellt], in anormaler Weise aus unbekannten Gründen, nach zwei Seiten hin die Kammern 1. und I. erzeugt hat; den erst erzeugten Kammern haben sich dann, dieselben als Flußfläche benutzend, eine ganze Reihe (beiderseits 6) weiterer Kammern angesetzt und hierdurch die beiden Kammerreihen *EA* und *EB* zur Ausbildung gebracht, ohne Rücksicht darauf, daß normalerweise der Bauplan der Polystomella ein durchaus einreihiger ist.

Fig. 65 zeigt das gleiche typische Verhalten solcher gespaltenen Schalen in besonders schöner Ausprägung bei einer Peneroplis der Dreyer'schen Monographie; die von dem Hauptstamme abgezweigte Kammer *a* ist für die Kammergestalt und Anordnung der A-Reihe maßgebend geworden, während die Kammeranordnung und Kammergestalt der übrigen Schale eine ganz andere ist. (Vergl. hierzu auch die Abbildungen bei Dreyer Fig. 162, 163a, 194, 195, 212, 213 und 215; ferner Rhumbler 02, Fig. N, p. 260.)

In dem Exemplar der Peneroplis, Fig. 66, hat offenbar eine Schalenverletzung zur Ausbildung einer zweiten Kammerreihe ge-

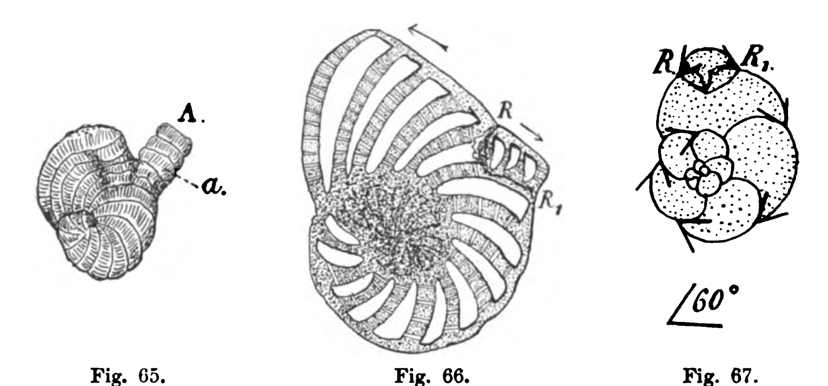


Fig. 65. Fig. 66. Fig. 67.

Fig. 65. Ein Spaltungsmonstrum von Peneroplis pertusus Forsk.; *a* die vom Hauptstamme abgezweigte Kammer; *A* die ihr angefügte Kammerreihe. Vergr.: 25/1. Nach Dreyer 98, Taf. 4, Fig. 212.

Fig. 66. Ein Spaltungsmonstrum von Peneroplis pertusus; aus der Schalenwunde RR_1 hat sich eine zweite Kammerreihe entwickelt, die der alten entgegengesetzt verläuft (cf. Pfeile). Vergr.: 30/1.

Fig. 67. Eine jugendliche Pulvinulina menardii hat eine Rißwunde durch eine Kalklamelle repariert, die sich unter den gleichen Randwinkeln *R* u. R_1' der Schalenwand am Wundrande aufsetzt. Vergr.: 150/1.

führt; aus der Wunde ist die Sarkode, wie sonst aus den Mündungen, zur Kammerbildung vorgeflossen und hat dann an dieser ungewöhnlichen Stelle eine Kammer erzeugt, der sich später noch zwei weitere Kammern angeschlossen haben.

Derartige Bruchwunden brauchen aber keineswegs immer zur Bildung einer neuen Kammerreihe wie in Fig. 66 zu führen. Bei pelagisch lebenden Globigerinen und Pulvinulinen habe ich einigemal scharfrissige Wunden [1]) in der Schalenwand angetroffen, die einfach dadurch wieder ausgebessert worden waren, daß die Sarkode aus der Rißwunde hervorgetreten war und nun über derselben einfach eine neue Schalenwand abgeschieden hatte, die sich auf die alte mit dem typischen Randwinkel ($R_1 R_1$ in Fig. 67) aufsetzte. Man sieht deutlich, wie bei dieser Regeneration Minimalflächenbildung und Randwinkelkonstanz zu gemeinsamer Wirkung gekommen sind, denn mit einer kleineren Regenerationsplatte hätten sich die Randwinkel nicht erzeugen lassen.

Aehnliches zeigt sich bei den durch VERWORN bei Polystomella experimentell hervorgerufenen Schalenregenerationen. Das

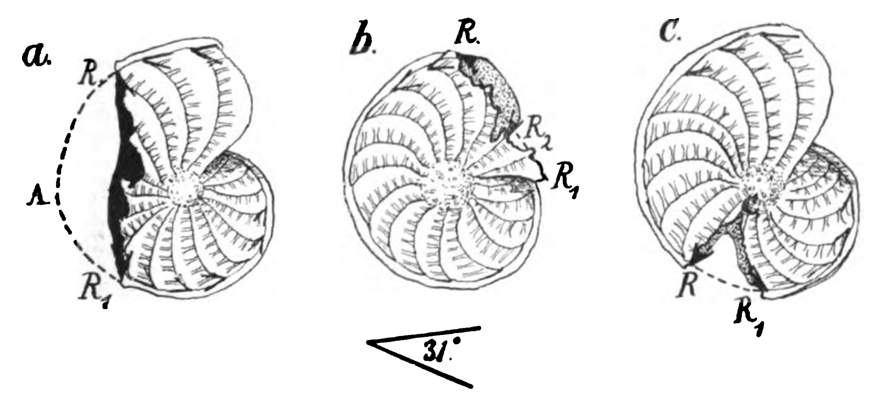


Fig. 68. Die von VERWORN beobachteten Schalenregenerationen an experimentell verletzten Polystomella crispa L. Alles übrige im Text. Nach VERWORN 88, Taf. 32, Fig. 7—9.

Exemplar Fig. 68a, dessen regenerierter Schalenteil schwarz gehalten ist, hat die Wunde mit einer Kalklamelle überzogen, die sich ohne Rücksicht auf die Einzelkammern geraden Wegs als Minimalfläche über die Wunde hinzieht und sich an den Wundrändern mit den

1) Ich vermute, daß die betreffenden Wunden von Angriffen der Copepoden herrühren, die mit ihren scharfen Freßwerkzeugen die Schalen zertrümmern mögen, um ihren Inhalt zu verzehren.

typischen Randwinkeln (R und R_1 = ca. 31°) der früheren Schalenwand anlegt. Wäre die heilende Deckplatte dem früheren Kontur RAR_1 der unverletzten Schale gefolgt, so hätte sie eine viel größere Oberfläche erzeugen müssen, denn die Strecke $RAR_1 > RR_1$.

In dem Exemplar Fig. 68b ist nicht die ganze Wunde RR_1 überdacht, offenbar, weil hierzu die in der Schale vorhandene Sarkode nicht ausreichte (die letzten Endkammern, denen das Bruchrandstück R_2R_1 angehört, pflegen nach ihrer ersten Ausbildung gemeinhin wenig oder gar keine Sarkode mehr zu enthalten). Das thatsächlich erzeugte Schalenstück RR_2 ist Minimalfläche und schließt sich bei R und R_2 wieder mit den typischen Randwinkeln den Wundrändern der Schale an. RR_2 ist kleiner, als eine eventuelle Schlußplatte RR_1 über die ganze Wunde hin gewesen wäre.

Das Exemplar c scheint dem Minimalflächengesetz zu widersprechen insofern, als die Regenerationsplatte R_1CR größer ist, als eine einfache Deckplatte von R nach R_1 in dem früheren, gestrichelten, Niveau gewesen wäre. Es ist aber kaum zu bezweifeln, daß hier der tiefe Keilschnitt die Sarkode der 9 Endkammern von derjenigen der übrigen Schale getrennt hat; daß die Regeneration dann von den getrennten Sarkodepartieen auf eigene Faust betrieben wurde (und zwar mit der Deckplatte CR von seiten der 9 Endkammern, mit der Deckplatte CR_1 von der Sarkode der übrigen Schale aus), und daß dann erst in der Hohlkehle bei C eine Verschmelzung der beiderseitigen Deckplatten vor ihrer definitiven Erstarrung erfolgte. Die Deckplatte setzt sich an den Wundrändern bei R und R_1 wieder mit den typischen Randwinkeln an, die sich in den Originalfiguren Verworn's unter Berücksichtigung der feinen Konturschwankungen an der Narbe gut erkennen lassen.

Auch noch einige andere Regenerationsexemplare aus der Litteratur sollen hier in betreff der Minimalflächenforderung und der Randwinkelkonstanz besprochen werden.

Denken wir uns die kammerbildende Sarkode bei der einer Arbeit Fornasini's (00) entlehnten Frondicularia complanata var. alata (Fig. 69) aus der Mündungsgegend des Schalenbruchstückes in dem dichtgepunkelten Gebiete vorfließen, so wird die Sarkode zunächst vor dem besonders auffallenden, mit * bezeichneten Absturz des linken Bruchrandes Halt machen, der 256° beträgt; sie wird sich dahin weiter ausbreiten, wo weniger Oberflächenzulage bei der Ausbreitung verlangt wird, d. h. über den rechten Bruchrand, der vorerst keine so großwinkligen Abstürze aufzuweisen hat (nur 230, 235 u. 225°); das wird so lange dauern, bis sie auch auf der

rechten Seite an einen Absturz kommt, dessen Ueberwindung eine gleiche oder größere Oberflächenzulage verlangt, der also ≥ 256° ist. Ein solcher Absturz wird aber erst an der unteren Schalenecke rechts erreicht, wo eine weitere Umkippung eine Drehung des Randwinkels um ca. 265° und einen entsprechenden Oberflächenkonsum beanspruchen würde.

Nun staut sich also die vorfließende Sarkodemasse rechts und links an den mit * bezeichneten Absturzstellen. Wo fließt sie weiter hin, falls noch weitere Sarkodemenge aus der Mündungsgegend vorfließt? Offenbar fließt sie auf der linken Seite weiter, denn hier beträgt der Absturzwinkel nur etwa 256°. Dadurch aber, daß die Sarkode hier so lange Halt machen mußte, bis der rechte Kammerschenkel an die untere Schalenecke gekommen war, und der Sarkodezufluß bald nach Ueberwindung der linken Bruchnase bei *E* nämlich aufgehört hat, ist der linksseitige Kammerschenkel kürzer geblieben als der rechtsseitige, so daß eine ungewöhnliche, nämlich ungleichschenklige Kammergestalt für die erste Regenerationskammer entstanden ist.

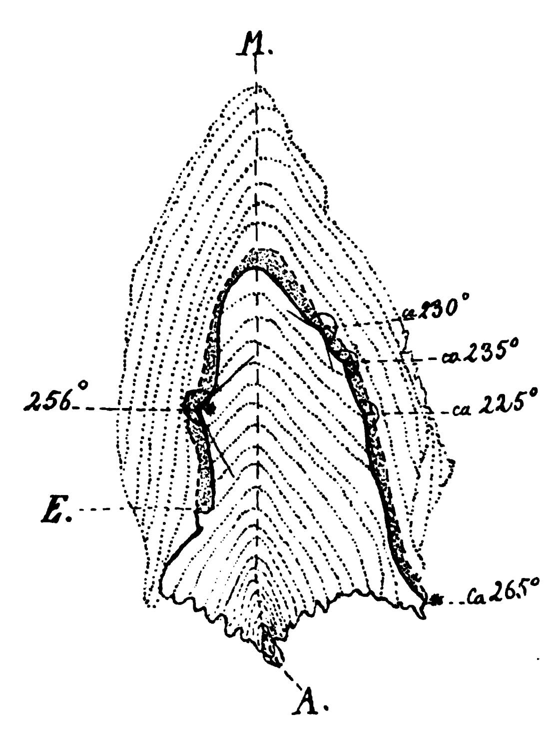


Fig. 69. Eine regenerierte Frondicularia complanata var. alata nach FORNASINI 00. *MA* Mündungsachse. Vergr.: 9/1. Alles übrige im Text.

Man könnte das Verlangen stellen, daß nun auch die folgenden Kammern alle mit verkürzten rechten Kammerschenkeln auftreten sollten, weil die 1. Regenerationskammer als Flußfläche für die folgenden Regenerationskammern dient. Wir sehen aber, daß in unserem Exemplar die 1. Regenerationskammer die Absturznase *E* vollkommen ausgeebnet hat, so daß die Sarkode der nächstfolgenden

Kammer auf den in der Figur unterhalb des Hinweisstriches von *E* gelegenen Schalenteil der ursprünglichen vor der Verletzung und vor der Regeneration bestehenden Schale überfließen kann, und mit dieser Anlehnung an das Frühere auch der früheren Kammerform wieder zugeführt wird. Die abgebildete Schale darf also nicht gegen unsere Behauptung angeführt werden, die berührte Flußfläche bestimmt in höherem Grade die Kammerform als der ursprüngliche Bauplan der Schale, also in unserem Falle specieller, die Absturznase *E* hat die Form der 1. Regenerationskammer in eine ungleichschenklige umgewandelt, obgleich der frühere „Bauplan" der Schale Gleichschenkligkeit der Kammern verlangte. Der frühere Bauplan konnte sich hier nach Ausebnung[1]) der Flußfläche durch die zunächst angelegten Regenerationskammern wiederherstellen. Wenn der „Bauplan" hier bei der Mechanik als Faktor mitgenannt wird, darf er natürlich nicht als ein mystischer Begriff geführt, sondern muß mechanisch definiert werden; ich verstehe darunter die Kammeranordnung und die Kammerform, die normalerweise bei normalen Flußflächen und ungestörter Innenspannung von der jeweils bauenden Sarkode erzeugt wird, d. h. mechanisch nach den von uns eruierten Sätzen erzeugt werden muß.

Wie mühsam es die der herkömmlichen Kammerform angepaßte Innenspannung der Sarkode oft hat, den ursprünglichen Bauplan der Schale, wenn auch in veränderter Lagerung wieder hervorzubilden, das geht deutlich aus der uns bereits bekannten Figur 70 hervor. In dem eingezogenen Winkel bei * links spielt sich hier der Kampf zwischen dem Faktor „Flußfläche" und der von der Innenspannung verlangten „Gleichschenkligkeit der Kammern" ab. Die Sarkode der 1. Regenerationskammer, die über den Absturz (bei links *) nicht hinauskommen kann, bäumt sich

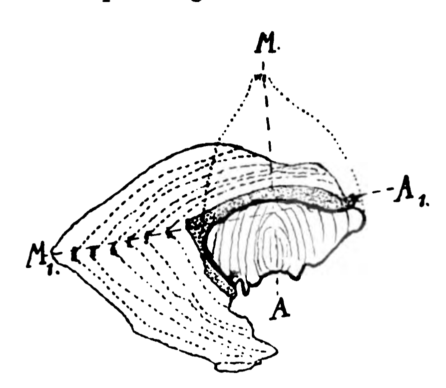


Fig. 70. Eine regenerierte Frondicularia annularis, nach Silvestri, cf. Fig. 61 hier u. Text.

1) Eine solche Ausebnung wird ganz allgemein sehr leicht bei der Regeneration stattfinden, weil die Sarkode sich vor jeder Bruchnase aufstaut und darum die Bruchnase für die nächstfolgende Regenerationskammer durch Ausfüllung der Hohlkehle, die stets vor einer solchen Bruchnase liegt, beseitigt.

wenigstens infolge der Größe ihres Randwinkels über den Absturz hinweg[1]), sie reckt sich über den Abgrund vor und bildet hierdurch eine größere Flußfläche für die nächstfolgende Regenerationskammer, diese macht es wieder ebenso, und so geht es fort, bis die Gleichschenkligkeit der Kammern endlich wieder erreicht ist, allerdings, wie wir wissen und mechanisch erklärt haben (p. 229), in anderer Lagerung als früher, denn die neue Mündungsachse $M_1 A_1$ liegt anders als die frühere MA.

In dem Exemplar (Fig. 71) der Frondicularia alata d'Orb. (complanata Defr.), das Guppy abgebildet hat (94, Taf. 41, Fig. 4), ist es der regenerierenden Sarkode offenbar leichter geworden, die ursprüngliche Gleichheit der beiderseitigen Kammerschenkel wieder zu erreichen. Die Bruchfläche, die zugleich die Flußfläche für die Regenerationskammern abgiebt, ist hier zufällig ganz eben ausgefallen; da sich nun auf einer ebenen Fläche nach Satz 1 alle Randwinkel gleich leicht ausbreiten, und außerdem bei der medianen Lagerung der Mündungsachsen die beiderseitigen Randwinkel der Kammerschenkelenden gleich sein werden (nach p. 192), so werden sich die Regenerationskammern von vornherein als gleichschenklige aufsetzen, wennschon die einzelnen Kammern breiter ausfallen als früher, und darum die neu erzeugten Kammerwände die früheren Kammerwände nicht direkt fortsetzen. Breiter sind die Kammern wohl einfach deshalb ausgefallen, weil das größere Bruchstück der alten Schale eine größere Sarkodemenge zur Kammererzeugung austreten ließ als das ursprünglich durch die Kammerbildung erst heranwachsende Tier, und weil außerdem noch die ausgeflossene Sarkode ganz zur Erzeugung der vorderen Kammerhälften benutzt werden mußte, da die Erzeugung der hinteren Kammerschenkelenden durch die Anlagerung an die Bruchfläche in Wegfall kam.

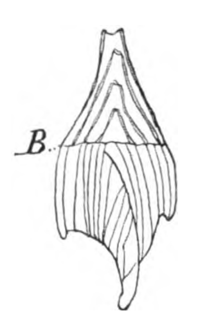


Fig. 71. Eine regenerierte Frondicularia alata d'Orb. *B* frühere Bruchlinie nach Guppy, 94, Taf. 41, Fig. 4.

Im übrigen gelingt es keineswegs immer der Innenspannung den früheren Bauplan der Schale wieder herbeizuführen.

Betrachten wir als Beispiel hierfür die von Chapman (98, Taf. 2,

1) Ebenso wie sich ein Wassertropfen, der auf einer kleinen kreisförmigen Glasscheibe liegt, über den Rand der Glasscheibe hinaus vorbeugen würde, wenn man ihn durch Zufluß stetig vergrößerte, lange bevor er im stande wäre, die 270° betragende Absturzfläche des Glasscheibenrandes zu überwinden.

Fig. 13) übernommene, in Fig. 72 kopierte Vaginulina truncata REUSS var. robusta BERTHEL und CHAPMAN.

Hier fällt der obere, dick gezeichnete Bruchrand der Schale von der Ausflußebene im Mündungsgebiet aus nach links und rechts zunächst in gleichen Winkeln (von etwa 210°) ab. Die regenerierende Kammersarkode muß demnach gleichzeitig nach rechts und links dem Bruchrande entlang geflossen sein — ein Geschehnis, das bei den normalen Schalen der betreffenden Species, die wie Fig. 70B weiterbauen, nicht eintritt, weil der unversehrte Schalenrücken einen zu großen Absturzwinkel besitzt — es hat dann vor der linken Bruchnase (*b*) Halt gemacht (zufällig wieder 210° stark), bis der rechte Kammerschenkel an dem rechten Absturz (*a*), der 220° beträgt und sich deshalb noch stärker (nach Satz 4) einem weiteren Vordrängen der Sarkode nach rechts widersetzte, angekommen war, erst dann wurde der linke Absturz mit seinen bloß 210° überflossen und die Sarkode rückte auf der Dorsalfläche weiter vor. Der Aufenthalt an der linken Nase hat dann auch hier den Kammerschenkel etwas (sehr wenig) verkürzt; und bei weiterem Sarkodezufluß hätte leicht ein Ausgleich dieser Größendifferenzen eintreten können[1]).

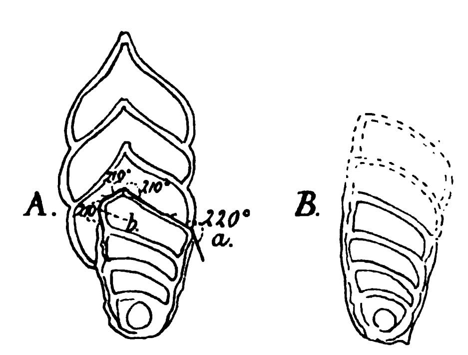


Fig. 72. A eine regenerierte Vaginulina truncata var. robusta B. u. CH. nach CHAPMAN (98, Taf. 2, Fig. 13). Vergr.: ca. 30/1. B ungefähres Aussehen der normalen Schale.

Wier sehen hier, wie die resultierende Kammergestalt von der Menge der ausgeflossenen Sarkode abhängig werden kann, was im nächsten Abschnitt noch genauer demonstriert werden soll, und vor allen Dingen, daß bei dem Uebertritt auf ungewöhnliche Krümmungsflächen bei genügender Menge ausgeflossener Sarkode für die betreffenden Species ganz neue Kammerformen erzeugt werden können, denn die später hinzugekommenen Kammern haben die für die Regenerationskammer mechanisch ab-

1) Eine Kammerverkürzung wird man allgemein bei Regenerationen stets auf der Seite zu erwarten haben, wo die stärksten, schroffsten Krümmungsänderungen des Bruchrandes lagen, sofern nicht ein reichlicher Sarkodezufluß die ursprüngliche Zeitversäumnis wieder wett macht.

geleitete Kammerform beibehalten; sie sind zu reitenden Kammern geworden, während die früheren buchblattartig übereinander lagen.

Was mit dem Exemplar Fig. 72 zufällig durch Wiederausbesserung eines Schalendefektes geschehen ist, kann auch zu einer normalen Regel werden, und gewisse Species der Cristellariengruppe sind offenbar dadurch zu Flabellinen geworden, daß bei dem Fortbau ihrer Schale die Dorsalfläche nach einer gewissen Anzahl von Kammern eine ganz gleiche Krümmung erhielt wie die Ventralfläche, so daß die kammerbildende Sarkode dann auf beiden gleichgekrümmten Flächen, der ventralen und der dorsalen, gleichzeitig vorfloß und dadurch zweischenklige reitende Kammern erzeugte, die im Erstlingsteil der Schale nicht vorkommen. Die Schale ist dadurch biform geworden; ihr dunkel gezeichneter Anfangsteil (Fig. 73) ist cristellaria-ähnlich, ihr übriger Endteil gleicht Frondicularia.



Fig. 73. Ein mittlerer Längsschliff durch Flabellina elliptica (NILS.) nach PERNER, 92, Taf. 8, Fig. 2.

i) Eventueller Einfluß der Menge der Sarkode, welche zur Kammerbildung ausfließt, auf Kammergestalt und Kammerordnung.

Schon im vorigen Abschnitt waren wir auf einen Fall gestoßen, wo das Quantum der ausgeflossenen Sarkode auf die Gestalt der von ihr gebildeten Kammer von mitbestimmendem Einfluß war. Das wird jedesmal dann eintreten, wenn beim Vorfließen einer größeren Sarkodemenge neue Schalenwandkrümmungen, Hohlkehlen oder dergleichen erreicht werden, die einer geringeren Sarkodemenge im gleichen Falle nicht zugängig wären. Ohne Einfluß auf die Kammergestalt wird die Menge der kammerbildenden Sarkode nur dann bleiben, wenn sie beim Größerwerden immer auf gleichgekrümmte Flächen (ohne Krümmungsänderungen) trifft und verbleibt, dann ist sie nämlich nur für die Größe der Kammer ausschlaggebend.

Da nun die zur Kammerbildung aus der Mündung ausfließende Sarkode, bei fast allen Foraminiferen bekanntermaßen, immer mehr an Masse zuzunehmen pflegt[1]), je älter die Schale ist, und daher bei jeder nachfolgenden Kammerneubildung mehr Oberfläche zur Ver-

1) Es ist nach dem Wachstum immer mehr Sarkode da, die unter Wasseraufnahme (cf. p. 206) aufquillt; vergl. auch Fußnote p. 244.

fügung steht als bei der voraufgehenden, so begreift es sich, daß spätere Kammern auf Krümmungsflächen der bereits vorhandenen Schalenteile übergreifen können, die den früheren mit der spärlicheren Sarkode unzugänglich waren. Ohne daß sich die Randwinkel geändert haben, wird durch die Verlagerung des einen Randwinkelschenkels auf eine neue Krümmungsfläche die Kammerwand dann derartig in ihrer Richtung verlagert, daß eine von den Erstlingskammern ganz verschiedene Kammerform, bezw. Schalenform entsteht.

Auf diese Weise erklärt sich der Biformismus solcher Schalen, die trotz der Aenderung der Kammeranordnung im späteren Schalenteil ihren früheren, für die Erstlingskammern maßgebenden Randwinkel nicht verändern, wie dies oben schon für die B-Form der Biloculina Sarsi Schlumb. hervorgehoben wurde.

Untersuchen wir an den Figg. 74a—c die Sachlage noch etwas genauer.

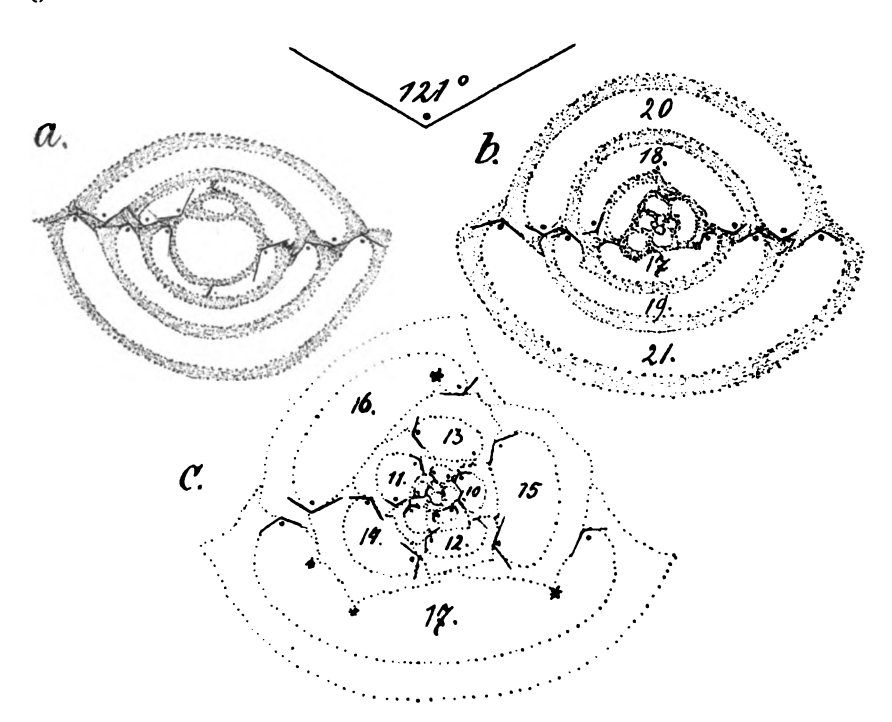


Fig. 74. Querschliffe durch die Mitte der Schalen von Biloculina Sarsi Schlumb.; a megalosphärische, b und c mikrosphärische Form, c der innere Teil von b, stärker (80/1) vergrößert. Vergrößerung von a u. b 24/1. Nach Schlumberger (91, p. 167 u. 168, Fig. 10—12). Alles übrige im Text.

Wir haben es hier wieder mit Querschnitten zu thun: die Mündungsachse ist in Spiralgängen senkrecht zur Papierebene durch die Mitte der einzelnen Kammern hindurchgehend zu denken. Die Mündungen würden einmal oberhalb, dann in der folgenden Kammer unterhalb der Papierebene zu denken sein, denn bei den Miliolinen, zu denen die Biloculina gehört, wechseln die Mündungen der aufeinander folgenden Kammern jeweils nach entgegengesetzten Richtungen ab.

Uns interessiert hier nur die mikrosphärische B-Form, deren innerer, anders gewundener Erstlingsteil in Fig. C bei stärkerer Vergrößerung bis zur 17. Kammer abgebildet ist.

Wir haben uns also, der Lage der Mündungen entsprechend, den Uebertritt der Sarkode auf die Schalenwand nicht von den Seiten her (nicht von rechts nach links, oder von links nach rechts), sondern von oben und unten her geschehend zu denken, so daß der von der jeweils ausgeflossenen Sarkodemenge bedeckbare Wandteil der Figur nicht allmählich von der Sarkode überzogen wird, sondern in seiner ganzen Ausdehnung gleichzeitig unter Sarkode gesetzt wird, sobald nämlich der [von oberhalb oder unterhalb der Papierebene herkommende] Sarkodefluß die Ebene unseres Querschliffes (die Papierebene der Figur) erreicht hat.

Man sieht nun deutlich, daß die Sarkodeströme sich, dem Minimalflächengesetz entsprechend, bei Bildung der Jugendkammern (*10*, *11*, *12* und *13* z. B.) in Nischen und Furchen entlang gezogen haben, welche die früheren Kammern, infolge sekundärer Kalkabscheidungen (cf. nächsten Abschnitt) und von vornherein dadurch gebildet haben, daß die zur Kammerbildnng vorgeflossene Sarkodemenge in der frühesten Jugend so gering war, daß nur einige Bogengrade der Embryonalkammern bezüglich der anderen voraufgehenden Kammern überdeckt werden konnten, nicht aber der halbe Umfang (180°) des bereits vorhandenen Kammerensembles, wie das später geschieht. Die Zahl der Bogengrade, welche die neu angelegten Kammern überdecken könnten, nimmt nun mit den folgenden Kammern zwar immer mehr zu, aber trotzdem ist (in SCHLUMBERGER's Originalfigur sehr viel deutlicher als in unserer wenig gelungenen Kopie) die jugendliche Kammer nicht in der Lage, sich aus den Schalenfurchen herauszuarbeiten, sozusagen aus ihrem Flußbett überzutreten, weil sie die Abstürze der Uferkämme nicht überwinden kann, solange ihr nicht erheblich mehr Oberfläche freiwillig, d. h. durch reichlicheren Sarkodezufluß. zur Verfügung gestellt wird, so daß sie ihre Randwinkel über die Kämme hinwegschieben kann. Die kleinen Kammern können nicht bloß absolut — was ja selbstverständlich ist — nicht so weit übergreifen wie die größeren, sondern auch

relativ viel weniger, weil nach physikalischen Gesetzen[1]) die Oberfläche der kleineren Sarkodenmasse eine größere Spannung bezw. ein größeres Abrundungsstreben besitzen muß, als eine gleichartige größere Sarkodemasse. Infolgedessen erscheinen die Querschnitte der Erstlingskammern durchweg stärker gewölbt als die späteren Kammern, wie man sich leicht an den Originalfiguren Schlumberger's auch bei allen abgebildeten anderen Arten überzeugen kann; diese Wölbung steht aber der Ausbreitung der Ansatzränder mit ihren Randwinkeln entgegen und arbeitet deshalb auch der Uebersteigung von Kämmen zuwider. Die Fähigkeit, aus den Furchen aufzusteigen und Schalenkanten zu überwinden, steigert sich nun aber immer mehr, je größer die zur Kammerbildung ausfließende Sarkodemenge und damit auch die Ausdehnung und Nachgiebigkeit der zur Verfügung stehenden Oberfläche wird. In Kammer *15* hat der Sarkodestrom bereits einen Wandabsturz überwunden, in Kammer *16* wieder einen, in Kammer *17* sogar deren drei, und später von Kammer *18* ab würde der Sarkodestrom von denjenigen Kanten, die er infolge seiner größeren Quantität und Oberfläche in die Tiefe seines Strombettes einsenkt, überhaupt keine Notiz mehr nehmen, da seine seitlichen Ränder, auf die es bei unserer Querschnittbetrachtung allein ankommt, nicht mit diesen Kanten in Berührung kommen, sondern die Stromränder parallel den Kanten, also senkrecht durch unseren Querschnitt, hindurchziehen. Später kommen also durch das Zunehmen der ausfließenden Sarkodemenge nur die äußersten Schalenkanten, nicht die im Inneren des Strombettes gelegenen, in Betracht, und auf ihnen setzt dann auch jede spätere Kammer ihren nach wie vor gesetzmäßigen Randwinkel auf. Dadurch aber, daß die inneren Schalenkanten und Furchen bei dem breit gewordenen Strom die

1) Die Oberflächenspannung ist dem Krümmungsradius der Oberfläche umgekehrt proportional. Je größer die Masse bei sonst gleichen Verhältnissen, desto größer die Krümmungsradien und desto kleiner also die Spannung der Oberfläche.

Je kleiner die Spannung der Oberfläche nun ist, desto stärker wird sich bei der Kammerbildung die Sarkode aufblähen. [Bei gleichem osmotischen Druck dringt natürlich in die Leibesmasse der Foraminifere (cf. p. 206) um so mehr Wasser ein, je geringer der Druck ist, welche die Leibesmasse durch die Spannung ihrer Oberfläche erfährt.] Es wird also bei dem successiven Größerwerden der aufeinander folgenden Kammern auch in stets steigendem Grade mehr Wasser eindringen. Nicht bloß durch Neuerzeugung lebender Substanz (also durch „Wachstum“ im engeren Sinne), sondern auch durch erhöhte Wasserzufuhr von außen wird demnach Volumen und Oberfläche der Kammersuccedenten in die Höhe getrieben.

Aufsetzung der Randwinkel nicht mehr beeinflussen, entsteht eine ganz andere Schalenform, nämlich diejenige, welche die von Anfang an größere A-Form mit ihren von Anfang an größeren, Kammeroberflächen von Anfang an einhält, d. i. die typische Biloculina-Form, die von vornherein durch jede neue Kammer den bis dahin bestehenden Schalenteil mit einem Bogenstück von 180° einhüllt (Fig. 74a).

Daß hier wirklich die Größenzunahme der Einzelkammern den Wechsel der Kammeranordnung (den Umschlag von einem quinqueloculinären Typus in einen biloculinären) bewirkt, wird schon dadurch wahrscheinlich, daß in unserer Figur der Umschlag der Anordnung mit Kammer *17* genau, oder doch annähernd genau, auf der Größenstufe der Kammer beginnt, welche die A-Form in ihrer ersten Kammer von Anfang an einnimmt; man vergleiche die Kammer *1* Fig. 74a mit Kammer *17* Fig. 74b und Kammer *2* Fig. 74a mit Kammer *18* Fig. 74b. Das ist kein Zufall, denn es zeigt sich dasselbe auch in sämtlichen anderen Querschnitten [1]), die SCHLUMBERGER von anderen Arten giebt. Der Uebertritt in den neuen Aufwindungsmodus tritt spätestens dann ein, sobald die umschlagende B-Kammer die Größenordnung der ersten A-Kammer erreicht hat [2]). Die Oberflächengröße, die in der A-Form bei gleichem Randwinkel eine bestimmte Kammeranordnung her-

1) Diese Thatsache hatte SCHLUMBERGER und MUNIER-CHALMAS früher zu der von ihm selbst als irrtümlich erkannten Anschauung geführt, daß die B-Form sich aus der A-Form durch Auflösung der quinqueloculinären Kammern und Ersetzung derselben durch solche von biloculinärem Typus entwickle.

2) Man nehme den Durchmesser der Embryonalkammer + 1. Kammer der A-Form in den Zirkel und sehe dann durch Abtragen auf der B-Form zu, ob der Umschlag innerhalb der Cirkelspitzen sich vollzieht oder bereits vollzogen hat. Man vergleiche in dieser Weise: loc. cit. Fig. 6 mit 7 A- und B-Form der Biloculina serrata BRADY, Fig. 8 und 9 = A und B von Biloculina murrhyna SCHW., Fig. 13 und 14 = A und B von Biloculina labiata SCHLUMB., Fig. 15 und 16 = A und B von Biloculina Bradyi SCHLUMB., Fig. 20 und 21 = A und B von Biloculina vespertilio SCHLUMB., Fig. 23 und 24 von Biloculina Fischeri SCHLUMB., das sind aber alle diejenigen Formen, die bei gleicher Vergrößerung als A- und B-Formen der gleichen Species abgebildet worden sind, und denen in A und B gleiche Randwinkel zukommen; er beträgt für B. serrata in A und B = ca. 130°, für B. murrhyna ca. 136°, für B. labiata = ca. 137°, für B. Bradyi = 128°, für B. vespertilio = ca. 115°, für B. fischeri = 147°.

vorbringt, erzeugt dieselbe Kammeranordnung auch in der B-Form.

Ein zahlenmäßiger Nachweis, daß die Ueberwindung der Kanten und Furchen des jüngeren Schalenteiles durch die Kammern *15*, *16* und *17* in Fig. 74 mit einer starken Oberflächenzulage, d. h. mit einem besonderen Anwachs der zur Kammerbildung vorgeflossenen Sarkode, verknüpft sein muß, geht aus der nachstehenden Tabelle hervor.

Bei Aufstellung dieser Tabelle habe ich die, zunächst nicht richtige, Annahme gemacht, daß die Kammern einander ähnlich und darum ihre Oberflächen (Flächeninhalt der Innenwand jeder Kammer) dem Quadrate gleicher Längen proportional seien; als gleiche Längen habe ich den größten Durchmesser der Kammern genommen. Die falschen Angaben, die durch diese unrichtige Annahme in unsere Aufstellung hineingeraten, sind bei der immerhin nicht sehr unähnlichen Gestalt der einzelnen Kammern nicht derart, daß die großen Differenzen, die in der Tabelle zwischen der Oberflächenzulage der einheitlich angeordneten und der umschlagenden Kammern zum Ausdruck kommen, auf die unterlaufene Ungenauigkeit zurückgeführt werden könnten. Man überzeugt sich sogar leicht, daß die Ungenauigkeit, die zum Teil in der größeren Abflachung der späteren Kammern liegt, das Resultat zu unseren Ungunsten verschiebt, weil die Oberflächen der größeren flacheren Kammern relativ noch größer sein werden, als sich aus unserer Berechnung ergiebt.

Der Kammerdurchmesser ist aus der absoluten Größe desselben in den Originalfiguren vermittelst Division durch die von Schlumberger angegebene Vergrößerung (100 für Fig. 12, 30 für Fig. 11 bei Schlumberger) gewonnen. Die als Durchmesser gewonnenen Zahlen sind dann unter Weglassung des Komma und der ihm folgenden Nullen [1]), bei der Zahl der ersten Kammer in das Quadrat erhoben, und die für die 5. Kammer gefundene Quadratzahl 4 als Einheit gesetzt worden, so daß alle Quadratzahlen durch 4 dividiert wurden. Durch Division jeder folgenden relativen Oberflächenzahl durch die vorhergehende wurde dann das Verhältnis des Oberflächenzuwachses von Kammer zu Kammer gefunden, das in der letzten Rubrik der Tabelle auf p. 247 angegeben ist.

Die Tabelle zeigt, daß von allen Kammern die Kammern 15—18 die stärkste relative Oberflächenvergrößerung im Vergleich zur jeweils vorhergehenden erfahren (Verhältniszahl > 2); diese Kammern sind es aber gerade, in denen sich durch Ueberwindung der Abstürze der Umschlag der Kammeranordnung von

1) Da es sich um relative Zahlen handelt.

Tabelle.

Bestimmung der relativen Oberflächenzunahme von Kammer zu Kammer bei Biloculina Sarsi SCHLUMB. nach den Figuren von SCHLUMBERGER.

Die 4 ersten Kammern sind nicht berücksichtigt.

Kammer	Durchmesser mm	Verhältnis der Oberflächen zu einander	Die Oberfläche der 4. Kammer als Einheit gesetzt	Verhältnis der Oberflächenzunahme von Kammer zu Kammer
5.	0,020	4	1	
6.	0,028	7,84	1,96	1,96
7.	0,040	16	4	1,78
8.	0,050	25	6,25	1,56
9.	0,053	28	7	1,12
10.	0,072	52	13	1,86
11.	0,090	81	20,25	1,56
12.	0,100	100	25	1,23
13.	0,120	144	36	1,44
14.	0,124	154	38,5	1,07
15.	0,211	445	111,25	2,90
16.	0,349	1 218	304,5	2,75
17.	0,601	3 612	903	2,98
18.	0,900	8 100	2 025	2,24
19.	1,200	14 400	3 600	1,78
20.	1,570	24 650	6 162	1,71
21.	2,010	40 400	10 100	1,64

dem quinqueloculinären Anfangstypus in den biloculinären Endtypus vollzog.

Die Verhältnisse zur Entstehung der geschilderten Art von Biformismus müssen dann am günstigsten liegen, wenn erstens eine möglichst große Strecke des vorangegangenen Kammerbestandes bei der Neubildung der Kammern berührt wird, und zweitens, wenn die Erstlingskammern eine möglichst geringe, die späteren Kammern aber, in deren Bereich der Umschlag vor sich geht, eine im Vergleich zu ihnen möglichst große Oberfläche haben. Das ist aber in hohem und höchstem Maße bei den B-Formen der dimorphen Foraminiferen der Fall, so daß man sich nicht wundern kann, wenn gerade innerhalb der B-Formen der dimorphen Foraminiferen, ein biformer Schalenbau besonders häufig zur Ausbildung kommt, und wenn unter diesen wieder die Miliolinen in Bezug auf die Häufigkeit des Biformismus obenan stehen.

Erstens gehören die Miliolinen zu den „involuten“ Formen, die ihre späteren Kammern so vollständig um die früheren herumlegen, daß die früheren von den späteren ganz eingehüllt werden, und zweitens fangen ihre B-Formen mit dem Kammerbau besonders

klein an und hören besonders groß auf, während ihre A-Formen verhältnismäßig sehr groß anfangen, und es auch dann nicht auf die Höhe der B-Formen bringen, weder was die Zahl noch was die Oberflächenentfaltung, noch was die definitive Größe der Endkammer anlangt.

Wir wollen uns auch von dem Unterschied zwischen A- und B-Formen eine zahlenmäßige Anschauung zu verschaffen suchen. Ich messe in der Originalfigur SCHLUMBERGER's (Fig. 12 bei SCHLUMBERGER) die 1. Kammer[1]) bei 100-facher Vergrößerung zu 0,9 mm Durchmesser, was also einer absoluten Größe von 0,009 mm entspricht, die Größe der Endkammer (Kammer *21*) ergiebt sich aus Fig. 11 bei SCHLUMBERGER nach unserer Tabelle zu 2,01 mm; die Oberfläche der 1. und der letzten Kammer verhalten sich also, die Aehnlichkeit der beiden angenommen, wie $0{,}009^2 : 2{,}01^2$, d. h. wie ca. 1 : 50000 (ausgerechnet 1 : 49888). Der längste Durchmesser der 1. Kammer der A-Form ergiebt sich aus der Fig. 10 bei SCHLUMBERGER zu 21 mm (bei 30-facher Vergrößerung), er ist also absolut 0,7 mm groß, die Schlußkammer (5. Kammer) weist einen Durchmesser von $\frac{52{,}2}{30} = 1{,}74$ mm auf; die Oberflächen verhalten sich also wie $0{,}7^2 : 1{,}74^2$, d. h. nur wie 1 : 6,1. Man sieht, wie enorm der Unterschied gegen die früher gefundenen 1 : 50000 der B-Form ist. Ziehen wir die Oberfläche der 17. Kammer, die in der B-Form den Umschlag definitiv besorgt, in Betracht, so ist ihr Oberflächenverhältnis zur 1. Kammer immer noch wie 1 : 4459, also ein Verhältnis, wie es in ähnlicher Größe in der A-Form nirgends vorkommt. Der Unterschied bezüglich der Oberflächenleistungen der kleineren und der größeren Kammern in den B-Formen kann nicht deutlicher als durch einen Vergleich dieser Zahlen dokumentiert werden.

In Parenthese möchte ich hier noch folgendes bemerken: Ich habe früher gezeigt, daß die biforme Ausbildung der B-Formen der Milioliden eine durchaus zweckmäßige ist, weil die Erstlingskammern vor die Aufgabe gestellt sind, mit einer relativ geringen Schalensubstanzmenge eine möglichst große Festigkeit zu erreichen. Die späteren Kammern haben zur Erreichung derselben Festigkeit sehr viel mehr Schalensubstanz zur Verfügung[2]); sie können sich daher mit einem weniger festen Kon-

---

1) Als erste Kammer ist hier die erste nach der Embryonalkammer verstanden, die Embryonalkammer kann bei unserer Berechnung nicht in Betracht gezogen werden, weil sie Kugelgestalt besitzt und deshalb den späteren Kammern nicht ähnlich gesetzt werden darf. Vollkommene Aehnlichkeit zwischen der ersten und letzten Endkammer herrscht nur bei der A-Form, für die B-Form gilt jedoch wieder, was wir oben p. 246 auseinandergesetzt haben.

2) Nämlich deshalb, weil die die Schalensubstanz erzeugende Sarkode nicht bloß wie die Kammeroberfläche im Quadrat mit dem Schalendurchmesser, sondern sogar in der dritten Potenz desselben größer wird.



struktionsplan bescheiden und thun es in unserem Falle mit dem Biloculina-Typus, der viel weniger fest ist als der für die Erstlingskammern geltende Quinqueloculina-Typus, weil sich bei dem letzteren jeder Stoß von außen auf eine viel größere Zahl von Wänden ausbreitet als bei dem Biloculina-Typus (cf. RHUMBLER 97, p. 175—180).

Was ich also früher als zweckmäßig dargethan habe, ergiebt sich jetzt auch als mechanisch notwendig. Wir stoßen auch hier wieder auf die Erscheinung, daß das vom lebenden Mechanismus Gelieferte zugleich zweckmäßig ist; so daß es die Zuchtwahl nicht erst zu verwerfen braucht, sie bekommt hier von Anfang an nur Zweckmäßiges vorgesetzt. Zweckmäßig „machen" kann die Zuchtwahl ja überhaupt nichts, sondern nur der lebende Organismus „macht"; die Zuchtwahl entscheidet nur, ob das vom „Organismus" gemachte brauchbar ist; wenn der Organismus Schädliches, seinen eigenen Weiterbestand Gefährdendes erzeugen sollte, so weist sie es zurück.

Wenn wir somit festgestellt haben, daß unter Voraussetzung einer möglichst umfangreichen Berührung der älteren Schalenteile und unter Beibehaltung der gleichen Randwinkel ein Schalenbiformismus durch das einfache Größerwerden der späteren Kammern, durch das dadurch erzielte erhöhte Ausgreifvermögen der späteren Kammerwände und die hiermit Hand in Hand gehende größere Gefügigkeit ihrer Oberfläche auf rein mechanische Weise zur Ausbildung kommen kann, und gegebenen Falls zur Ausbildung kommen „muß"; so bleibt hier doch noch zu konstatieren, daß die genannte Art nicht die einzige Möglichkeit des Zustandekommens einer biformen Schale ist.

Schon in Flabellina hatten wir (p. 241, Fig. 73) eine biforme Schale vor uns, die wir auf andere Weise ableiten konnten; dort kam der Biformismus dadurch zustande, daß die Schale während ihres Wachstums nach Erzeugung einer gewissen Anzahl von Kammern auf der Dorsalseite eine gleiche Krümmung erhielt wie auf der Ventralseite und deshalb der Sarkodeteil mit dem kleineren Randwinkel auf der Dorsalseite ebenso gut vorfließen mußte wie auf der Ventralseite.

Als eine weitere besondere Art von Biformismus können hier weiterhin die fistulosen Bildungen angeführt werden, die häufig bei Polymorphinen, vereinzelt auch bei Cristellarinen zur Beobachtung gekommen sind. (Eine sehr übersichtliche Zusammenstellung dieser Formen findet sich bei T. R. JONES und F. CHAPMAN 96.) Es zeigt sich hier in den Figuren die Endkammer in ganz andersartiger Ausbildung als die früheren Kammern, und wenn man auch in den Figuren die Kammerrandwinkel nicht erkennen kann,

weil das Genus Polymorphina seine Kammern in verschiedenen Ebenen orientiert, so daß nur geeignete Schliffe die Kammerwinkel zur richtigen Anschauung bringen könnten, so errät man doch ohne Schwierigkeit, daß die fistulos ausgebildete Endkammer hier nicht denselben Randwinkel besitzen kann wie die früheren Kammern, und das bestätigt denn auch der erste Blick auf die Cristellaria (Fig. 77), die ihre Kammern in einer Ebene aneinanderreiht und darum auch ihre Randwinkel besser erkennen läßt. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß bei der Ausbildung der Endkammer eine vollständige Umwälzung in der seitherigen Struktur der Sarkode stattgefunden haben muß, das geht deutlich aus den vielen Mündungsröhren hervor, die sonst den betreffenden Formen, die in den früheren Kammern bloß eine in der Kammerwand eingesenkte Mündung besitzen, durchaus fremd sind, und das läßt sich weiterhin aus der rauhen Bezottung der äußeren Wandfläche schließen, die man vielfach bei diesen fistulosen Endkammern antrifft (Fig. 75) und die mit den sonst glatten Außenflächen der Schalen stark kontrastiert. Ich glaube, daß die merkwürdige Endkammer zu einer Zeit zur Ausbildung kommt, wo der Weichkörper zur Erzeugung von Schwärmern oder von Embryonen [zu deren Entlassung aus dem Mutterkörper die eigenartigen Mündungen wegen ihrer Größe[1]) sehr geeignet sein mögen] tiefgreifende Umänderungen erfahren hat. Da nun aber der Randwinkel von der Natur, d. h. der chemisch-physikalischen Beschaffenheit der Sarkode abhängt, so ist leicht zu begreifen, daß sich mit der Konfiguration und dem Zustand der Sarkode auch der Randwinkel verändert.

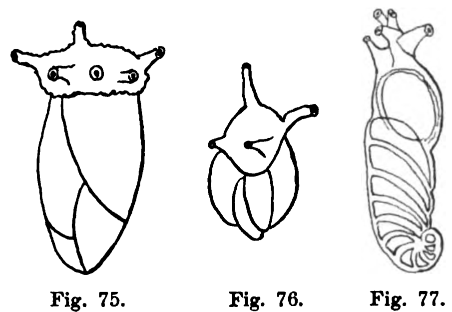


Fig. 75. Fig. 76. Fig. 77.

Fig. 75—77. Foraminiferen mit fistulosen Endkammern. Fig. 75 Polymorphina sororia Reuss; Fig. 76 Polymorph. lactea W. u. J., beide nach Brady 84, Taf. 73, Fig. 15 u. 15; Fig. 77 Cristellaria crepidula F. u. M. nach Goës 82.

Es bleibt weiter zu bedenken, das ähnliche Veränderungen, wie sie bei den behandelten Formen in ihrer fistulosen Ausbildung hochgradig sichtbar zu Tage treten, in geringerem Maßstabe auch bei anderen Formen auftreten könnten; denn Sarkodeveränderungen sind

1) Die gewöhnlichen Kammermündungen sind sonst gerade bei den betreffenden Genera sehr klein.

als Entwickelungsschritte oder als pathologische Erscheinungen nie ausgeschlossen. Gelegentliche Randwinkelschwankungen sind deshalb auch bei anderen Formen stets zu gewärtigen, obgleich mir solche in auffälliger Form sonst nirgends bekannt geworden sind. Treten sie auf, so können sie überall eine Aenderung der Kammerform, also auch Biformismus erzeugen.

Die B-Form von Biloculina elongata d'Orb. führt in den mustergiltigen Abbildungen Schlumberger's (91, p. 184, Fig. 36) in ihrem Primordialteil andere Randwinkel, und zwar ganz verschieden große, als in ihrem späteren rein biloculinären Schalenteil vor. Aus dieser Abbildung darf aber nicht auf eine Ungleichheit der Randwinkel geschlossen werden, weil Schlumberger besonders hervorhebt, daß die ersten Kammern dieser Schale sich sehr unregelmäßig um die mikrosphärische Embryonalkammer herumlegen, und da es daher ausgeschlossen ist, daß man man mit einem Schliff alle Kammerwände wirklich rechtwinklig durchschneidet; es bringen aber nur rechtwinklig durch die den Randwinkel bildenden Wandflächen gelegte Schnitte, wie wir oben besonders hervorgehoben haben, den absoluten Randwinkel zur Anschauung, so daß die abweichenden Winkel in der Figur durch verschieden schräge Lagerung zum Querschliff in ganz verschiedener Weise verkürzt sein können, so daß sie jedenfalls nichts gegen das Konstantbleiben des Randwinkels auch bei dieser Form beweisen.

Wie sind die schroffen Schalenkanten und Ecken, welche die Oberfläche vieler Foraminiferen auszeichnen, mit den Minimalflächengesetzen vereinbar?

Derartige Schalenauswüchse erklären sich natürlich wiederum durch die anomogene Spannung des die Substanz dieser Auswüchse abscheidenden Protoplasmateiles. Es läßt sich nachweisen, daß in der Regel auch diese Kämme, Verdickungen etc. etc. wieder mit konstanten Randwinkeln auf den Wandflächen aufsitzen. Der Randwinkel der Außenwandflächen, die meistens an ihrer Ansatzstelle

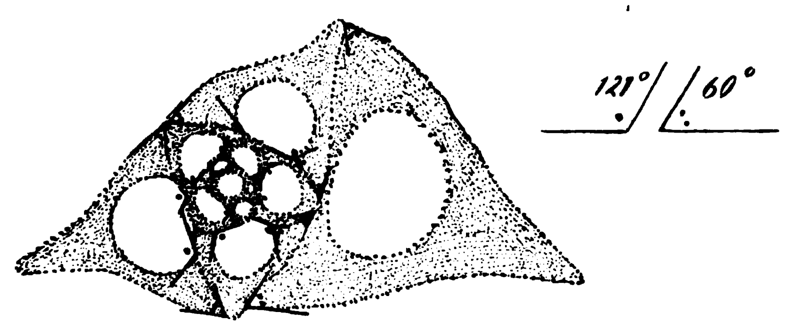


Fig. 78. Querschliff durch die Mitte von Adelosina bicornis W. u. J. Vergr. 235/1; der innere absolute Randwinkel beträgt 121°, derjenige der Schalenverdickung aber 60°. Umrisse nach Schlumberger 86, p. 98, Fig. 7.

eine Verdickung aufweisen, ist zwar in der Regel vom absolutem Randwinkel verschieden, so ist er in Fig. 78 bloß 60°, während der absolute Randwinkel 121° beträgt, unter sich aber sind alle die Randwinkel der Außenwandflächen ebenso einander gleich wie die absoluten Randwinkel. Bei excentrischer Lagerung der Mündungsachse kann sich die Gleichheit der Randwinkel der Außenwandflächen wiederum nur auf „homologe“ Winkel dieser Art beschränken, was als leichtverständlich aus dem, was über die absoluten Randwinkel ausgesagt wurde, nicht weiter ausgeführt zu werden braucht.

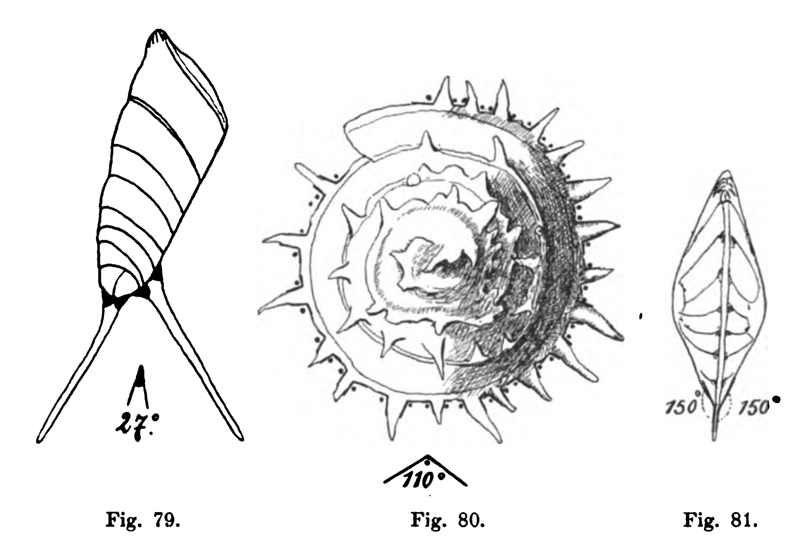


Fig. 79. Fig. 80. Fig. 81.

Fig. 79. Vaginulina spinigera Brady. Die Dornen setzen sich mit ihren Rändern unter einem gleichen Randwinkel von ca. 27° der Schalenwand auf. Vergr.: 14/1; Umrisse nach Brady 84, Taf. 67, Fig. 14.

Fig. 80. Spirillina spinigera Chapm. Vergr.: 300/1. Man erkennt, daß die Dornen sich mit gleichem Randwinkel auf den Schalenrand aufsetzen müssen; denn ihre Supplementwinkel sind gleich (110°).

Fig. 81. Cristellaria cultrata Montf.; auch hier läßt sich aus der Gleichheit der Supplemente (= 150°) schließen, daß sich der Randkiel mit beiderseits gleichen Winkeln auf die peripheren Schalenwandteile aufsetzt. Vergr.: ca. 12/1. Umrisse nach Brady 84, Taf. 70, Fig. 4.

Schalendornen, die unter gleichem Randwinkel der Schalenwand aufgesetzt sind, zeigen die Figuren 79 u. 80. Bei der Bemessung derartiger Winkel ist natürlich nach wie vor darauf zu achten, daß diese Fortsätze wirklich während der Winkelmessung in der Horizontalebene des Mikroskopes liegen.

Daß auch die öfters vorkommenden Schalenkämme mit den Schalenwänden, denen sie aufsitzen, gleiche Randwinkel bilden, mag schließlich Fig. 81 veranschaulichen.

Die Verschiedenheit zwischen den absoluten unter sich gleichen, homologen Kammerrandwinkeln einerseits und den gleichfalls wieder unter sich gleichen Außenflächenwinkeln verdickter Wände und sonstiger Wandverstärkungen andererseits ist in keiner Weise auffällig und a priori nichts anderes zu erwarten, denn das erste Schalenhäutchen, das den Kammerrandwinkel bildet, wird von der oberflächlichsten Plasmaschicht in unmittelbarem Kontakt mit dem äußeren Wasser abgeschieden; die Schalenverdickungen und sonstige sekundäre Schalenwandauflagerungen werden dagegen offenbar erst durch einen Sarkodemantel abgeschieden, der sich über das bereits bestehende Schalenhäutchen hinlagert und dann entsprechende Verstärkungsschichten auf dem Schalenhäutchen absetzt (cf. p. 186). Das Schalenhäutchen ist ein äußeres, die sekundären Wandverdickungen sind dagegen ein inneres Sarkodeprodukt. Dieses innere Sarkodeprodukt kommt während der Abscheidung gar nicht mit dem Meerwasser in direkte Berührung und kann deshalb mit ihm auch nicht die gleichen Winkel bilden wie das Außenprodukt „Schalenhäutchen“. Das innere Sarkodeprodukt könnte an sich ganz beliebige Gestalt und Lagerung annehmen, ohne daß damit etwas gegen die Giltigkeit der Flüssigkeitsgesetze bei der Entstehung der Foraminiferenschalen ausgesagt wäre. Wenn trotzdem auch hier homologe Oberflächenwinkel wieder einander gleich sind, so zeigt das, daß auch diese sekundären Wandauflagerungen wahrscheinlicherweise als eine ursprünglich flüssige[1]), wenn auch eventuell zähflüssige, erst

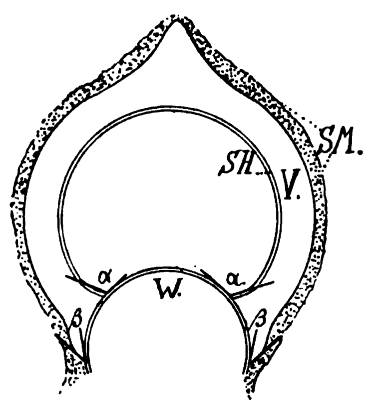


Fig. 82. Theoretisches Schema, soll zeigen, daß die sekundäre Wandverdickung (*V*) der Schale unter der Decke des äußeren Sarkodemantels (*SM*) abgeschieden wird und darum einen anderen Randwinkel (β) besitzen kann als das zuerst abgeschiedene innere Schalenhäutchen (*SH*), welches in direkter Berührung mit dem Meerwasser (da damals *V* und *SM* noch nicht da waren) einen anderen Randwinkel (α) auf die berührte Wand *W* der älteren Kammer aufsetzte.

1) A priori notwendig ist natürlich der (von den Randwinkeln verratene) ursprünglich flüssige Zustand der die sekundären Wandverdickungen erzeugenden Schalensubstanz durchaus nicht. Die Wandsubstanz könnte ebenso gut in fester Form direkt auskrystallisieren, das thut sie aber offenbar nicht. In dieser Hinsicht ist es von Interesse, daß Biedermann (01, p. 346, 483) in neuester Zeit zu der Anschauung

allmählich erstarrende Masse abgeschieden werden, die sich gegen den umhüllenden Sarkodemantel mit einer eigenen Oberfläche absetzt und nun zu der berührten Wand (= Oberflächenhäutchen) in dem umgebenden flüssigen Medium (= Sarkodemantel) wiederum die (dann notwendig) konstanten Randwinkel erzeugt (vgl. Schema Fig. 82). Die Abscheidung kann schichtweise oder auf einmal geschehen, das setzt mechanisch keinen Unterschied.

Nur gegen das gleiche Medium hin bildet die gleiche Substanz den gleichen Randwinkel; ändert sich das äußere Medium, so wird sich auch der Randwinkel verändern; daran hat man nicht bloß bei den sekundären Schalenverdickungen, sondern auch dann zu denken, wenn ein Foraminiferenembryo im Inneren des Mutterkörpers, wo er nicht mit dem Meerwasser in direkte Berührung kommt, eine Embryonalschale abscheidet, die dann erst später, wenn der Embryo die Schale der Mutter verlassen hat, unter Einwirkung des äußeren Wassers weitergebaut wird. Die Kammern, die etwa schon innerhalb des Mutterleibes der Embryonalkammer eingefügt werden, müssen daher, so ist zu erwarten, einen anderen Randwinkel besitzen als die später von dem frei gewordenen Tier im Wasser gebauten Kammern,

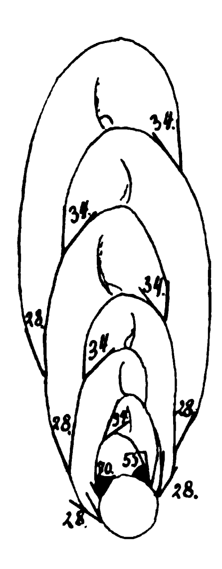


Fig. 83. **Virgulina subsquamosa** Egger. Hier sind die homologen Randwinkel der späteren Kammern 34°, bezw. 28°, während die erste (jedenfalls bereits im Mutterkörper abgeschiedene) Kammer Randwinkel von 50 u. 70° aufweist. Vergr.: 100/1.

denn sie sind eben mit der Muttersarkode, nicht mit dem äußeren Wasser, in direkter Berührung erzeugt worden. Die Embryonalschalen können nach Schaudinn's Beobachtungen 1—3 Kammern besitzen (Schaudinn 94, p. 192). Man wird daher darauf gefaßt sein müssen, daß sich die Konstanz der Randwinkel unter Umständen

geführt worden ist, daß der Kalk im Crustaceenpanzer mit dem Chitin in chemischer Verbindung, nicht etwa bloß als ein Nebenherbestand in morphologischem Sinne vorkommt, wir wissen, daß das Chitin erst allmählich in seinen festen Zustand übergeht. Unter Einwirkung von Wasser und von Neutralsalzen (darunter auch Kochsalz) fallen die Kalksalze in Krystallform aus; daraus ließe sich dann vielleicht eine einfache Erklärung für die Entstehung der Kalkschale unter dem Einfluß des umgebenden Meerwassers gewinnen.

bei den allerfrühesten Erstlingskammern nicht bestätigt, sondern daß diese ihren eigenen Randwinkel besitzen können. So ist in der Figur 83 offenbar der Randwinkel der 1. Kammer verschieden von den homologen Randwinkeln der späteren (cf. Photo 8 der Taf.).

k) Der Bau der monothalamen Foraminiferenschalen in seinem Verhältnis zu den Flüssigkeitsgesetzen.

Man wird in den vorangehenden Abschnitten die Ueberzeugung gewonnen haben, daß sich der oft äußerst komplizierte Bau der polythalamen Foraminiferenschale bis in die weitgehendsten Details hinein auf Grund der Flüssigkeitsgesetze in einfachster Weise rein mechanisch erklären läßt. Um diesen Nachweis nun aber über die ganze Klasse der Foraminiferen auszudehnen, erübrigt uns noch, den Bau der einkammerigen (monothalamen) und der polythalamen (soweit sie ihre Schale mit Sand zusammensetzen) Foraminiferen in gleicher Richtung zu prüfen. Die monothalamen Formen sind durchweg einfacher gebaut als die polythalamen, und wenn es uns hier allein auf die Mechanik der Entstehung der Schalen angekommen wäre, hätten wir sie zweckmäßiger an den Anfang unserer Betrachtungen gestellt. Als Beweis für den flüssigen Zustand der Sarkode gelten die gekammerten Formen aber höher, weil jede neue Kammer mit der Konstanz ihrer homologen Randwinkel und der relativen Minimalflächenanordnung ihrer Wände stets von neuem den flüssigen Zustand ihres Erbauers, des Weichkörpers, bezeugt. In dieser Beziehung stehen die monothalamen Schalen weit zurück, denn ihnen fehlt mit der Kammerung auch die Wiederkehr homologer Randwinkel, und ohne diese läßt sich auch kaum der mathematisch-physikalische Nachweis erbringen, daß die beobachteten Kammerwände wirklich „relative Minimalflächen“ sind, wie sie es auch hier sein müssen, wenn die Sarkode bei ihnen wie bei den mehrkammerigen eine Flüssigkeit ist; deshalb mußten die einkammerigen den mehrkammerigen den Vortritt lassen.

Wenn uns hier also eine exakte Beweisführung im Stiche läßt, so bietet sich doch glücklicherweise gerade bei den monothalamen Formen eine andere Art des Nachweises, daß auch hier alles mit den Flüssigkeitsgesetzen in besten Einklang steht und der ganze Schalenbau auf Grund dieser Gesetze erklärt werden „kann“, wenn auch nicht unbedingt erklärt werden „muß“. Nämlich der Nachweis durch Analogie. Wir sind im stande, die im Kreise der monothalamen Foraminiferen auftretenden Schalengestalten direkt künstlich mit anderen Flüssigkeiten nachzuahmen und können hierdurch also zum

mindesten beweisen, daß ein flüssiger Zustand der Sarkode die uns vorliegenden Schalenformen unter unserem Experimente analogen mechanischen Bedingungen hervorzubilden in der Lage sein muß.

1. Die Sandschaligkeit.

Unter den monothalamen Formen sind die ursprünglichsten, nämlich die Familien der Rhabdamminidae und der Ammodiscidae, sandschalige Formen, d. h. solche, die ihr Gehäuse aus kleinen Sandkörnchen und anderen Fremdkörpern aufbauen, die sie zu einem äußerst dichten, eng zusammenschließenden Mauerwerk vereinigen. Eine derartige Komposition der Schalenwand aus Fremdkörpern kommt auch noch bei höheren, auch bei gekammerten Formen vor.

Die dichte lückenlose Zusammenfügung der Bausteinchen erreicht dieselbe staunenswerte Exaktheit und Vollendung, die ich vor 4 Jahren für die Schalen der lobosen Süßwasser-Testaceen näher beschrieben habe, und die Mechanik der Entstehung dieser exakten Wandgefüge ist auch ohne Zweifel im großen und ganzen dieselbe wie bei den Testaceen. Ich kann also in betreff der Details auf die früher gegebene mechanische Analyse der Entstehung der Schalenwand verweisen (Rumbler 98b, p. 323—335) und erwähne hier nur, daß bekanntlich das zur Herstellung der Schalenwand verwendete Baumaterial anfänglich in das Innere der Sarkode aufgenommen und hier zusammengestapelt wird, bis dann zur Zeit der Herrichtung der Schalenwand (bei den Testaceen während des Knospungsaktes, bei den Foraminiferen während der Kammerbildung) das aufgesammelte Baumaterial auf die Außenfläche der Sarkode tritt und sich hier nun auf eine sehr einfache mechanische Weise in der erwähnten auffallenden Lückenlosigkeit zu einem Mauerwerk zusammenfügt.

Das Austreten der Bausteinchen auf die Sarkodeoberfläche wird man sich mechanisch folgendermaßen vorzustellen haben.

Die Schalengrundmasse, welche später unter Festwerden als Mauerkitt das Bausteingefüge zusammenhält, wird in flüssiger Form [1]) im Weichkörperinneren auf irgend eine Weise, die uns für die Mechanik nicht zu interessieren braucht, gebildet. Von ihr wird man

1) Würde die Kittmasse nicht die flüssige Form passieren, so könnte sie, da sie nicht krystallisiert ist, sich gar nicht den Formen der einzelnen Bausteinchen so eng anschließen, wie sie es thatsächlich thut. Es handelt sich hier unzweifelhaft um irgend eine kolloide Substanz, die anfangs flüssig oder zähflüssig ist und erst allmählich erstarrt, ebenso wie bei anderen Chitinabscheidungen.



die Voraussetzung machen dürfen, daß sie eine große innere Kohäsion besitzt (sie wird vermutlich sehr zähflüssig sein), denn sonst könnte sie die Bausteinchen nicht so fest zusammenhalten, und überdies geht sie ja auch späterhin direkt in den festen Aggregatzustand über, was natürlich ohne Aufwand von größerer Kohäsion gar nicht möglich ist, einerlei ob sich bei der Erstarrung chemische Vorgänge abspielen oder nicht. Unbedingt muß ihre innere Kohäsion größer sein als ihre Adhäsion zu der Körpersarkode, und wenn sie mit dem Wasser in Berührung kommt, auch als ihre Adhäsion zum umgebenden Meerwasser, denn sonst könnte sie sich gar nicht als selbständige Substanz erhalten, sondern sie müßte sich molekülär in der Sarkode oder gegebenen Falls im umgebenden Meerwasser in Lösung verteilen, (l. c. p. 225 unten), was nicht zutrifft, da ich sie als tropfenförmige Aggregate in großer Menge in der Körpersarkode von Saccamminen nachgewiesen habe[1]) (Rhumbler 94, p. 506—509).

Zu diesen notwendigen physikalischen Eigenschaften der noch nicht erstarrten Kittmasse braucht nur noch eine hinzuzukommen, nämlich die Adhäsion der Kittmasse zum äußeren Wasser muß als größer angenommen werden als ihre Adhäsion zur Sarkode, in der sie abgeschieden wird, um den Vorgang ihrer Ausbreitung auf der Weichkörperoberfläche ohne weiteres mechanisch zu erklären.

Denn erfüllt die zähflüssige Kittmasse die Bedingungen: „eigene Kohäsion > Adhäsion zum Wasser > Adhäsion zur Sarkode", so muß sie sich nach physikalischen Gesetzen auf der Sarkodeoberfläche ausbreiten — weil durch ihre Ausbreitung die Oberflächenspannung des Weichkörpers gegen das Wasser hin, zu dem sie ja eine größere Adhäsion besitzt, verringert wird — sobald sie irgendwo und irgendwie mit der Oberfläche in direkte Berührung kommt, d. h. bei ausreichender Menge muß sie die ganze freiliegende Sarkode mit einer dünneren oder dickeren Schicht umkleiden.

Das mag noch durch folgendes Experiment veranschaulicht werden, bei dem den gestellten Bedingungen in entsprechender Weise genügt wird.

An Stelle des flüssigen Weichkörpers nehmen wir einen Oeltropfen und mengen ihm mit Hilfe einer spitz ausgezogenen Pipette frisches Hühnereiweiß zu, das die Stelle der Schalensubstanz vertreten soll. Bringt man hierauf den Tropfen sehr rasch[2]) in 70-proz. Alkohol, der

---

1) Schaudinn hat mir vor einigen Jahren persönlich mitgeteilt, daß auch er zu gewissen Zeiten die Körpersarkode sandschaliger Formen ganz von Kittsubstanztröpfchen durchsetzt fand.

2) Der Alkohol muß rasch zugebracht werden, ehe noch zwischen

hier an Stelle des Wassers gewählt werden muß — weil sonst der Oeltropfen im specifisch schwereren Wasser hochsteigen und sich an der Wasseroberfläche ausbreiten müßte, was wir verhindern wollen, da er sich im äußeren Medium in seiner Tropfenform halten und in ihm ein Schalenhäutchen erzeugen soll — so steigt das Eiweiß augenblicklich auf die Oberfläche des Oeltropfens und breitet sich hier zu einer dünnen, gleichmäßigen, fest werdenden Decke aus, sobald das Eiweiß an irgend einer Stelle mit der Oberfläche des Oeltropfens in Berührung gebracht worden, was oft durch die Gewichtsdifferenzen von Oel und Eiweiß von selbst geschieht, sonst aber durch künstliche Beihilfe geschehen muß. (Schon früher mitgeteilt: l. c., p. 324.)

Die Berührung der im Weichkörperinneren abgeschiedenen Kittmasse mit der Weichkörperoberfläche zur Zeit der Kammerbildung wird durch die ausgiebigen Strömungen vermittelt, die bei der Tochterschalenbildung der Testaceen von Schewiakoff für Euglypha (Schewiakoff 88), für die Kammerbildung der Foraminiferen aber (nach den oben [p. 206] schon genannten persönlichen Mitteilungen) von Schaudinn beobachtet worden sind. Die an die Oberfläche anstoßenden Stromabschnitte werden die Ueberführung der Kittmassentröpfchen an die Oberfläche vermitteln.

Wir haben jetzt noch das Verhalten der Bausteinchen zu betrachten. Von ihnen läßt sich von vornherein erwarten, daß sie eine große Adhäsion zu der Kittmasse besitzen werden, denn sonst könnte sich ihnen die Kittmasse nicht so fest anhängen, wie es die relative Festigkeit der Mauerwände der Schale verlangt. Damit nun die Kittmasse der Steinchen überhaupt anhaften bleibt, muß weiterhin die Bedingung erfüllt sein: Adhäsion der Steinchen zur Kittmasse größer als die Adhäsion der Steinchen zur Körpersarkode und, da die Steinchen auch dem äußeren Wasser gegenüber von der Kittmasse festgehalten werden, auch größer als ihre Adhäsion zum äußeren Wasser.

Sind diese Bedingungen erfüllt, so wird die Kittmasse sich überall den Bausteinchen anhängen, wo sie immer mit ihnen in Berührung kommt, einerlei ob dies schon im Weichkörper oder erst auf der Oberfläche desselben geschieht. Dieses Anhaften der Steinchen wird aber die Ausbreitung der Kittmasse auf der Weichkörperoberfläche nicht verhindern können, und mit der Kittmasse werden sich daher die Steinchen auf der Weichkörperoberfläche ausbreiten.

Die Erklärung des dichten Mauergefüges ist fol-

Oel und Eiweiß eine Niederschlagsmembran gebildet ist, die sehr bald so fest wird, daß sich das Eiweiß nicht mehr als Flüssigkeit auf der Oeloberfläche ausbreiten kann.

gende: Aus den genannten Bedingungen: „Adhäsion der Bausteinchen zur Kittmasse > Adhäsion derselben zum äußeren Wasser“ ergiebt sich, daß die Kittmasse infolge ihrer größeren Adhäsion in den zwischen den Bausteinchen stehen bleibenden Fugen und Zwischenräumen kapillar gegen das geringer adhärierende Wasser hin hochsteigen muß, sobald Kittmasse und Bausteinchen mit Beihilfe der Strömung mit der Oberfläche in Berührung gebracht worden sind, und sich infolge der Adhäsion der Kittmasse zum Wasser dort ausgebreitet haben.

Steigen aber kapillare Flüßigkeitsschichten zwischen verschiebbaren Wänden irgend welcher Art hoch, so suchen sie die Wände, so dicht als irgend möglich, aneinander zu ziehen [1]), woraus dann für unsere Bausteinchen folgt, daß sie sich so dicht wie möglich aneinander legen müssen, denn ihre vielgestaltigen Oberflächen sind die Wände, zwischen denen die Kittmasse hochsteigt. Erstarrt nun die Kittmasse (wohl unter dem Einfluß des äußeren Wassers), so ist das dichte Mauergefüge (cf. Rhumbler 98b, p. 327) fertiggestellt und in seiner ganzen Entstehungsgeschichte vollauf begreiflich.

Auch hier kann man sich durch zahlreiche Analogieversuche von der Stichhaltigkeit der gegebenen Erklärung überzeugen, die in meiner früheren Arbeit angegeben sind und von denen hier nur folgender erwähnt werden soll.

Mischt man eine, als Kittsubstanz fungierende Schellacklösung (gelöst in Alc. abs.) mit Chloroform zusammen, das die Sarkode vertritt, und reibt dieser Mischung dann im Reibtiegel feinen Sand hinzu, dessen klein gesplitterte Quarzsteinchen dem Gemischtropfen als Baumaterial dienen sollen, so braucht man diese mit Steinchen beladene Chloroform-Schellackmischung nur in eine spitze Pipette einzusaugen und sie dann von hier aus in kleinen Tröpfchen in Wasser auszuspritzen, um dann im Wasser unterm Mikroskop den Testaceenschalen täuschend ähnlich sehende Gehäuse entstehen zu sehen, die mit genau der gleichen Lückenlosigkeit des Bausteinchengefüges die kugelige Tropfenoberfläche überziehen, und nur dort eine der Mündung des Gehäuses entsprechende Lücke aufweisen können, wo die etwa hängen gebliebene Pipettenspitze eine direkte Berührung der Mischung mit dem Wasser während der Erstarrungszeit der Schellacklösung verhinderte. Nach Fertigstellung des Tropfengehäuses bleibt kein Bausteinchen im Inneren des Tropfens zurück, eher werden überschüssige Bausteine von der Oberfläche

---

1) Cf. Wüllner 95, p. 433.

abgeworfen. Auch hier entstehen Strömungen im Chloroformtropfen, welche den Transport von Schellacklösung und Bausteinchen nach der Tropfenoberfläche vermitteln, das übrige besorgen dann die gegenseitigen Adhäsions- und die Kohäsionskräfte.

Auch ohne Beifügung der Schellacklösung baut sich ein Chloroformtropfen ein lückenloses Gehäuse, und das Gleiche thun mit feinen Quarzkörnchen beladene Oeltröpfchen, wenn man sie statt in Wasser — in welchem sie wegen ihres geringen specifischen Gewichtes hochsteigen und an der Wasseroberfläche unter Ausbreitung zerschellen würden — in einen specifisch leichteren Alkohol (70—80-proz.) einbettet. Derartige Gehäuse werden nicht so fest, sie gelingen aber in der Regel noch leichter und besser als diejenigen, die mit Schellack und Chloroform hergestellt sind, man muß ihnen nur etwa 2 Stunden Zeit zur Fertigstellung gewähren. Der Ausfall einer Kittmasse der Schellacklösung beim Versuch ist dann möglich und für die Entstehung der Gehäuse nicht hinderlich, wenn die Differenz zwischen der Adhäsion Bausteinchen - Wasser und Bausteinchen - Oel geringer ist als die Adhäsion Oeloberfläche - Wasser. (Die genauere Ableitung l. c. p. 326.) Unter analogen Bedingungen könnten natürlich auch die Bausteinchen der Foraminiferen ohne Beihilfe der Kittsubstanz sich auf der Oberfläche des Weichkörpers in dichtestem Zusammenschluß aneinander lagern, und die Kittmasse könnte dann erst zu ihnen hinzutreten, oder sie könnte dann direkt durch eine nachträgliche Umbildung der Sarkodeoberfläche geliefert werden. Ob letzteres vorkommt, muß dahin gestellt bleiben.

Wir konstatieren bloß, daß sich die Entstehung des dichten Wandgefüges in all seinen Phasen und auch in seinen bei den Testaceen vorkommenden Modifikationen, wie ich l. c. gezeigt habe, durchaus auf Grund der Flüssigkeitsgesetze mechanisch erklären läßt.

Was die Modifikationen des Mauergefüges anlangt, so muß ich hier für die Foraminiferen noch zwei nachtragen.

Es giebt erstens sandschalige Formen, z. B. Ammodiscus, deren beiderseitigen Wandflächen absolut glatt sind, so daß die Mauersteinchen weder nach außen noch nach innen aus der glatten Kittschichtoberfläche hervorsehen. Die Glätte der Wandfläche ist so auffallend, daß man z. B. in dem Genus Trochammina, wenn auch mit Unrecht, alle glattwandigen mehrkammerigen spiral aufgewundenen Formen zusammengefaßt hat, wie verschieden auch die Kammergestalt und Kammeranordnung bei den einzelnen Formen sein mochte, die Wandglätte fiel mehr auf, als alles übrige. Aehn-

liche Formen mit rauhen Schalenoberflächen wurden zu dem Genus Haplophragmium gerechnet (cf. H. B. Brady 84, p. 65 u. 66).

Derartige glatte Wände müssen jedesmal dann entstehen, wenn die Adhäsion der Kittmasse zu den Bausteinchen größer ist als die Kohäsion der Kittmasse. Es ist dann auch ganz einerlei, von welcher Seite her die Bausteinchen mit der Kittmasse in Berührung treten, die Kittmasse wird jedesmal, so oft sie an ein Bausteinchen anstößt, importieren (nach dem früher von mir aufgestellten Importgesetz, Rhumbler 98 und 99, p. 592), d. h. sie wird sie in sich so lange hineinziehen, bis sich ihre Oberfläche über den Bausteinen wieder geschlossen hat, und da dasselbe für die äußere und innere, d. h. für die dem Meerwasser und dem Weichkörper zugekehrte Oberfläche der Kittmasse gilt, so müssen die beiderseitigen Wandflächen glatt ausfallen, die Steinchen können aus ihr nirgends nackt hervortreten.

Schaudinn (94, p. 162) beobachtete, daß Ammodiscus gordialis vor der Fortpflanzung Kieselstückchen und Diatomeenschalen in ihr Plasma aufnimmt. Die entstehenden kugeligen Embryonen scheiden alsdann ein chitinöses Schalenhäutchen ab, auf welchem die von der Mutter aufgespeicherten Fremdkörper sich festheften. Es macht eben in diesem Falle keinen Unterschied, ob die Steinchen aus dem Innern der schalenbauenden Sarkode selbst, die in unserem Falle der Embryonenweichkörper wäre, in die Kittschicht eintreten, oder ob sie ihr von außen, also bei Ammodiscus vom Mutterkörper aus zugeführt werden.

Zweitens kommt es bei sandschaligen Foraminiferen vor, daß die Kittmasse nicht die ganzen Bauelemente der Schalen in ihrem ganzen Umfange umzieht und nicht alle Lücken und Fugen ausfüllt, welche durch die regellose Gestalt des Fremdkörpermaterials ursprünglich zwischen den einzelnen Bausteinchen stehen, sondern man findet bei einzelnen Formen die Bausteinchen nur da exakt und sparsam zusammengekittet, wo die einzelnen Bauelemente sich mit ihren Ecken und Kanten direkt berühren.

Am deutlichsten tritt dies Verhalten dann hervor, wenn Schwammnadeln als Fremdkörpermaterial vorwiegende oder ausschließliche Verwendung gefunden haben. Die Schwammnadeln lassen bei ihrer Durchsichtigkeit, bei ihrer regelmäßigen Gestalt und ihrer Sauberkeit, die in der Regel (durch ein Eisenoxydsalz) gelbbraun bis braun gefärbte Kittmasse überall deutlich durchschimmern und selbst in kleinsten Portionen besser erkennen, als dies bei den am meisten verwendeten, oft beschmutzten, regellos gestalteten und oft wenig durch-

sichtigen Quarzkörnchen der Fall ist. Fig. 84 zeigt einen derartigen Schwammnadelfilz, wie er als innere Gehäusewandschicht (die äußere Deckschicht wird aus Mineralkörnchen gebildet, die auch nur mit ihren Ecken aneinander gekittet sind) in der Schalenwand der Psam-

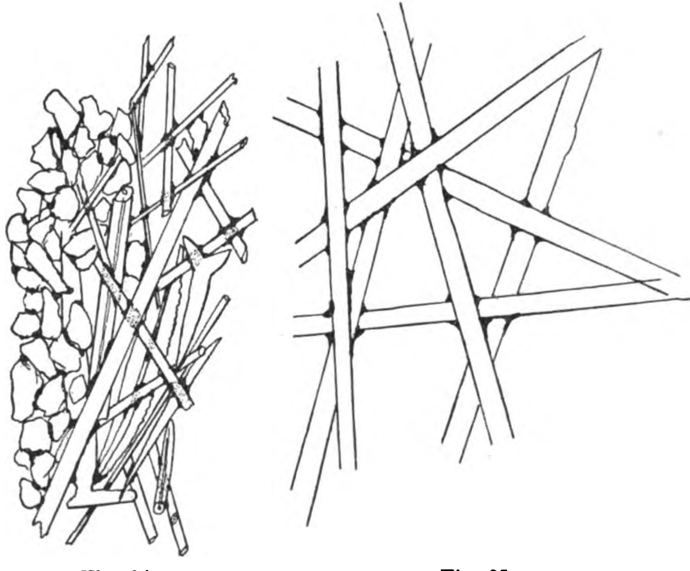


Fig. 84. Fig. 85.

Fig. 84. Das Schwammnadelgefüge in der Schalenwand von Psammonyx vulcanicus Doederlein. Die Kittsubsanz ist schwarz gezeichnet. Vergr.: ca. 150/1.

Fig. 85. Künstliche Nachahmung des Schwammnadelgefüges mit Glaswolle und gefärbtem (gleichfalls schwarz gezeichnetem) Gummi arabicum. Der Gummi hat sich ganz an die gegenseitigen Berührungsstellen der Glaswollfäden zusammengezogen. Vergr.: ca. 100/1.

monyx vulcanicus Doed. vorkommt[1]). Man sieht, mit welcher peinlichen Genauigkeit und Sauberkeit die Schwammnadeln nur an denjenigen Stellen miteinander durch Kittmasse verbunden sind, wo sie gegenseitig aufeinander treffen, ein nutzlos verschwendeter Kittschichttropfen zeigt sich nirgends.

Ein Enthusiast könnte das zweckmäßige, so exakt ausgeführte Verkittungswerk des lebenden Organismus anstaunen, der nüchterne,

1) Die Möglichkeit der Kenntnis der Psammonyx verdanke ich dem liebenswürdigen Entgegenkommen Doederlein's, der mir sein Material zur Bearbeitung überließ. Die morphologische Beschreibung dieser interessanten Uebergangsform (von den Rhabdamminiden zu den Ammodisciden) gedenken Prof. Doederlein und ich anderen Orts zu veröffentlichen.

physikalisch unterrichtete Beobachter sieht aber sofort, daß es sich hier offenbar nur um das Produkt sehr einfacher mechanischer Verhältnisse handelt.

Die Mechanik der Entstehung solcher, nicht durchweg geschlossenen Gefüge ist, im Grunde genommen, keine andere als diejenige dicht geschlossener Mauergefüge; der Unterschied ist nur der, daß im Vergleiche zum Baumaterial weniger Kittmasse vorhanden ist, so daß die Nadeln nicht auf der Oberfläche der Kittmasse Platz finden und sich wie die Bausteinchen in den häufigeren Fällen nicht eng zusammenschließen können. Wo sich die Fremdkörper gegenseitig am nächsten kommen, also an den Stellen gegenseitiger Berührung, da entstehen die wirksamsten, kapillaren Räume (denn die Kapillarwirkung eng zusammenstehender Wände ist ihrem Abstand umgekehrt proportional), und dahin wird die Kittmasse vor allen Dingen hingezogen werden, da ihre Adhäsion zu den Schwammnadeln notwendig größer sein muß als diejenige zu ihrer anderweitigen Umgebung.

Taucht man an Stelle der Schwammnadeln (oder, wenn man sie zur Verfügung hat, diese auch selbst) feine Glaswolle in ein kolloidales Bindemittel, in eine dünne Gummi arabicum-Lösung z. B., ein, die man, um sie deutlicher sichtbar zu machen, vorher etwa mit Eosin rot gefärbt hat, und läßt man dann das Gummi in der Luft fest werden und austrocknen, so erhält man ganz dieselbe Gefügeart, wie die Fig. 85 zeigt. Das unter Wasserverdunstung immer spärlicher werdende Gummi arabicum zieht sich ganz in die kapillaren Berührungsräume zurück und erstarrt dann, die einzelnen Glaswollfäden nur an ihren Berührungsstellen verkittend.

Für die Schwammnadeln der Foraminiferen, deren Verkittung in einem flüssigen Medium, nämlich Meerwasser bezw. Sarkode, und nicht in der Luft, wie in unserem Nachahmungsexperiment, vor sich geht, muß die früher auch für die glatten Gefüge gegebene Bedingung erfüllt sein: Adhäsion der Schwammnadeln zur Kittmasse $>$ Kohäsion der Kittmasse $>$ Adhäsion der Kittmasse zum umgebenden Wasser und zur umgebenden Sarkode.

2. Zur physikalischen Erklärung der bei den monothalamen Foramiferen vorkommenden Haupttypen der Sahalenformen.

Wenn wir im vorhergehenden Kapitel zu zeigen versucht haben, daß sich die Entstehung der verschiedenen bei den Fremdkörperschalen der Foraminiferen vorkommenden Gefügearten der Gehäuse-

wand ohne Zuhilfenahme irgendwelcher an sich nur im geringsten Grade unwahrscheinlicher Annahmen schlicht und einfach rein mechanisch erklären lassen, so soll jetzt durch künstliche Analogie-Experimente gezeigt werden, daß auch die Form der Schalen einer auf die Flüssigkeit der Sarkode gegründeten mechanischen Erklärung zugänglich ist.

Schon in meiner früheren Arbeit (98b) habe ich einige künstliche, aus Quarz- und Glasfädensplittern von verschiedenartigen Oelen in Alkohol aufgebaute Tropfengehäuse abgebildet, die nicht unerheblich von der sonst für die Tropfengehäuse üblichen Kugelgestalt abwichen, und die in ihren verschiedenen Formen, wie ich damals schon hervorhob, außerordentlich an gewisse Foraminiferen der Familie der Rhabdamminiden erinnern. In Figur 86 stelle ich derartige Tropfengehäuse nochmals vor.

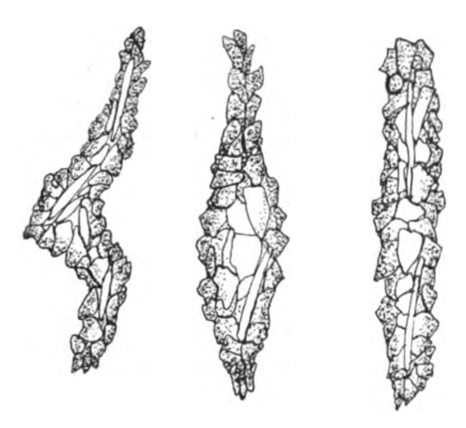


Fig. 86. Langgestreckte, aus Quarzsplittern und Glaswollfädenstückchen von Oeltropfen in Alkohol aufgebaute längliche Gehäuse, deren Form an gewisse Rhabdamminiden erinnert. Vergr.: 90/1.

Die betreffenden Gehäuse waren dadurch entstanden, daß dem Oel eine überreichliche Menge von Fremdkörpermaterial zugerieben worden war, so daß bei dem Ausdrücken des Oeles aus der Pipette in den umgebenden Alkohol hinein sofort sehr viel Bausteinchen mit der Oberfläche in Berührung kamen und nun, auf die Oberfläche übertretend, durch ihre Starrheit ihr Festhaften auf der Oberfläche und ihre große Zahl das Oel mehr oder weniger in der langgestreckten Form festhielten, in der es als Oelstrahl aus der Pipettenspitze ausgetreten war. Denn die Kugelform, in welche sonst bei weniger reichlichem Baumaterial der ausgepreßte längliche Oeltropfen vermöge seiner Oberflächenspannung sofort übertritt, ist nur unter Verkleinerung seiner ursprünglichen Oberfläche erreichbar; ist diese aber erst durch die große Zahl der Bausteinchen ausgesteift, so kann eine Verkleinerung der Oberfläche, also auch eine Abkugelung nicht mehr erfolgen. Die hin und her gewundene Form war durch das Hin- und Herbewegen der Pipette beim Abschleudern der Tropfen von der Pipettenspitze zu stande gekommen. Obgleich derartige Formen gerade bei den Fora-

miniferen eine wichtige Rolle spielen, sind die betreffenden Tropfengehäuse doch für die Mechanik der letzteren nur insofern verwendbar, als sie zeigen, wie ich schon früher ausdrücklich hervorhob, „daß die irgendwie auf beiden Gebieten erreichten Abweichungen von der Kugelform durch das Schalengefüge allein aufrecht erhalten werden können, ohne daß dadurch die Wirkung der Oberflächenspannung auf immer brach gelegt werden könnte; denn befreit man das Oel von seiner Hülle, so nimmt es natürlich wieder Tropfenform an“ (Teil I, p. 292). Die Foraminiferen beladen sich kaum so überreichlich mit Bausteinchen, zum mindesten schleudern sie ihre Tochterschalen nicht ab, sondern von einer ursprünglich in der Regel kugelförmigen Schale, der Embryonalkammer, aus fließt die Sarkode durch eine Oeffnung derselben hervor und baut sich dann erst, während des Vorfließens allmählich zu einer sich eventuell irgendwie zusammenkrümmenden oder specifisch aufwindenden Röhre aus, indem während des Austrittes die aufgespeicherten Fremdkörper in der geschilderten Weise auf die Oberfläche treten.

Ich bin nun neuerdings in der Lage, auch diesen allmählichen Bildungsgang der Schale mit einer zweifellosen Flüssigkeit künstlich nachzuahmen und mit Hilfe dieser Flüssigkeit alle Schalenformen, die innerhalb der Familien der Rhabdamminiden und Ammodisciden überhaupt vorkommen, mehr oder weniger getreu nachzuahmen, ohne daß ich die in ein geeignetes Medium übertragenen kugeligen Tropfen nach ihrer Uebertragung in das Medium nochmals irgendwie berühre oder sie in anderer Weise neuen Bedingungen aussetze.

1) Nachahmung der Haupttypen monothalamer Foraminiferenschalen durch Quecksilberoxydulchromatgehäuse.

Bei den nachstehenden künstlichen Nachahmungen von monothalamen Foraminiferenschalen ist davon abgesehen worden, die Schalenwände der künstlichen Gehäuse aus Fremdkörpern herzustellen, die dem Weichkörper erst beigemengt werden müssen und dann von ihm selbstthätig zur Gehäusewandbildung verwendet werden; die diesbezüglichen Vorgänge haben ja bereits ihre mechanische Erklärung gefunden.

Es ist vielmehr nur Wert darauf gelegt, daß eine ursprünglich flüssige Substanz durch chemische Veränderung ihrer Oberfläche sich allmählich mit einer fest zusammenhängenden Substanz gehäuseartig

umkleidet, die infolge eines anderen Atomvolumens[1]) die fest werdende Tropfenoberfläche vergrößert oder verkleinert, so daß während der Entstehung der festen Oberflächenschicht der Flüssigkeitstropfen seine ursprüngliche Gestalt aufzugeben gezwungen ist, und darum auch das entstehende Gehäuse eine von der üblichen Tropfenform abweichende Gestalt besitzen muß. Es war hierbei zu erwarten, daß die der Flüssigkeitsdecke mitgeteilte Form, trotzdem sie von der absoluten Minimalfläche, d. h. von der kugeligen Tropfenform mehr und mehr abgetrieben werden mußte, wenigstens eine relative Minimalfläche darstellen würde, weil die unter der Decke befindliche Flüssigkeit der Dehnung der in Bildung begriffenen Decke nur insoweit durch Formveränderung folgen oder vor ihrem eventuellen Kontraktionsdrucke nur insoweit, die Oberflächenschicht durchbrechend, ausweichen kann, als es ihre Oberflächenspannung erlaubt. Diese wird aber die betreffende Flüssigkeitsoberfläche stets so klein halten, als es unter den geschilderten Verhältnissen nur immer geht, und daher wird auch die aus einer chemischen Veränderung der Flüssigkeitsoberfläche hervorgegangene Deckschicht die Form „relativer" Minimalflächen einhalten müssen. Da nun auch für die Gehäuse der monothalamen Foraminiferen, sofern ihr Sarkodeleib, wie wir behaupten, flüssig ist, und ihr Gehäusebau von der Oberflächenspannung des Weichkörpers in seinen Formen bestimmt wird, das Gesetz der relativen Minimalflächen bestimmend sein muß, so war Aehnlichkeit der Form zwischen den künstlich erzeugten Tropfendecken und Foraminiferengehäusen zu erwarten.

Zum Experiment muß fast jede Flüssigkeit dienen können, welche, in ein anderes mit ihr nicht mischbares Medium eingetragen, durch die Einwirkung dieses Mediums ihre Oberflächenschicht in eine feste chemisch veränderte Substanz überführt, denn es ist aus selbstverständlichen Gründen anzunehmen, daß sich bei der chemischen Umsetzung der Oberfläche in der Regel auch das Atomvolumen nach der positiven oder negativen Seite ändern wird. Auch wo die Ueberführung (bei gewissen Flüssigkeiten) der Oberflächenschicht durch das äußere Medium in eine feste Substanz rein physikalisch, durch

---

1) Atomvolumen $= \frac{\text{Atomgewicht}}{\text{specifisches Gewicht.}}$ Durch diesen Ausdruck wird der Raum, welchen die Masse des Atomes erfüllt, zur Darstellung gebracht (cf. Lothar Meyer 83, p. 139).

Verdichtung etwa, vor sich geht, können ähnlich „relative" Minimalflächenformen erwartet werden, sofern nur das specifische Gewicht der oberflächlich abgeschiedenen festen Substanz von demjenigen der flüssigen Muttersubstanz verschieden ist [1]).

Am nächsten hätte es wohl gelegen, mit solchen Flüssigkeiten zu operieren, die, miteinander in Berührung gebracht, Niederschlagsmembranen (cf. TRAUBE's künstliche Zellen) zwischen sich erzeugen. Ich glaubte aber, daß die osmotische Durchlässigkeit der TRAUBE'schen Membranen dem Faltungseffekt der Niederschlagsmembranen im Wege sein könnte (indem durch die osmotische Volumenvergrößerung die Falten ausgeglichen würden), und verfiel daher auf das Quecksilber, bei dem eine osmotische Gegenwirkung nicht zu fürchten war, da das Lösungswasser des umgebenden Mediums in das Quecksilber selbst nicht in irgend bemerkenswerter Weise eindringen kann.

Nach verschiedenen Versuchen mit sehr verschiedenen Flüssigkeiten, welche das Quecksilber an seiner Oberfläche chemisch umsetzten [2]), beschränkte ich mich schließlich auf die Anwendung von Chromsäure, die sich durch Erzeugung eines sehr kompakten Niederschlags [3]) auf der Oberfläche des Quecksilbers als sehr geeignet erwies und in jedem zoologischen Institut zur Hand zu sein pflegt.

Zunächst wurde (nicht besonders gereinigtes, etwas fettiges) Quecksilber so lange mit Wasser geschüttelt, bis es sich in kleinen Tropfen von 0,1—3 mm Durchmesser im Wasser verteilt hatte. Dann wurde das Wasser mit den Quecksilbertröpfchen in eine flache Schale mit

---

1) Denn steigert sich das specifische Gewicht, dann muß eine Volumenkontraktion stattfinden; fällt das specifische Gewicht, so muß eine Volumenexpansion der Ausgangssubstanz gegenüber stattgefunden haben.

2) Bei eventuellen ähnlichen Versuchen sind diejenigen, die mit der Chemie nicht genau vertraut sind, zu doppelter Vorsicht zu mahnen; sehr viele Quecksilbersalze sind bekanntlich stark giftig und andere stark explosibel.

3) Da ich auch in den größeren üblichen Nachschlagwerken der Chemie keine Auskunft über die chemische Verbindung auffand, die bei Einwirkung von Chromsäure auf Quecksilber entsteht, übersendete ich eine Probe der Substanz an Herrn Kollegen W. MANCHOT, welcher die große Liebenswürdigkeit hatte, mir folgende Auskunft zukommen zu lassen: „Die mir übergebene Probe besteht der qualitativen Prüfung zufolge fast ausschließlich aus einem Quecksilberoxydulchromat; sie enthält daneben eine geringe Menge von chromsaurem Quecksilberoxyd. Von kalter verdünnter Salzsäure wird sie glatt in Calomel umgewandelt, während Chromsäure in Lösung geht."

horizontalem Boden[1]) gebracht und nunmehr der Schale so viel krystallisierte Chromsäure zugesetzt, als nötig war, um eine 5-proz. Chromsäure zu erhalten. Man wiegt also etwa 5 g Chromsäure[2]) ab, wenn man vorher das Quecksilber mit 100 ccm dest. Wasser geschüttelt, und streut dann diese 5 g in die 100 ccm Wasser ein, in welcher die Quecksilbertropfen liegen.

Man sieht nun bald, daß die spiegelnde Quecksilberoberfläche ihren Glanz verliert und sich mit einer gelbroten bis rotbraunen Gehäusedecke überzieht. An der ursprünglichen Form der Tropfen ändert sich in den ersten Minuten noch nichts; sie ist bei den kleineren Tropfen kugelig, bei den größeren (> 2 mm) auf der Unterseite abgeplattet, nach oben linsenförmig, weil bei den kleineren die größere Oberflächenspannung gegen das Gewicht des Quecksilbers aufkommen kann, bei den größeren Tropfen aber die weit geringere Oberflächenspannung die Abplattung der Tropfen durch die Schwerkraftwirkung nicht zu verhindern vermag.

Nach einer halben Stunde etwa lassen sich — und zwar zuerst an den kleineren Tropfen — interessante Veränderungen wahrnehmen, die sich in zwei Gruppen scheiden lassen, von denen wir zunächst die eine als „terminal wachsende" bezeichnen wollen.

T e r m i n a l w a c h s e n d e T r o p f e n g e h ä u s e: Die braune Tropfendecke hat nach dieser Zeit ganz und gar die Gestalt eines S a c c a m m i n a - Gehäuses angenommen (cf. Fig. 87 u. 88). Unter dem Druck der entstehenden Gehäusedecke, den wir bald genauer analysieren werden, ist an derjenigen Stelle der Decke, die offenbar zufällig die widerstandsschwächste war, das Quecksilber aus der Decke mit einer Kuppe hervorgekommen, die man leicht an ihrem Silberglanze erkennt: die Kuppe sitzt einem Halse auf, der braun-

---

1) Anfänglich habe ich eine plane Glasscheibe auf den Boden des Gefäßes eingelegt und sie mit der Wasserwage horizontal gestellt, um ein Vorfließen des Quecksilbers auf dem nie ganz ebenen Boden der Glasschale zu vermeiden. Die geringen Unebenheiten des Bodens haben aber keinen merklichen Einfluß auf die Gestalt der entstehenden Tropfengehäuse. Man kann daher die Glasscheibe auch fortlassen.

2) Beim Abwiegen darf man die Chromsäure wegen ihrer leichten Zersetzlichkeit nicht mit Papier in Berührung bringen, es muß in Glas- oder Porzellanschalen gewogen werden. Auch stärkere und schwächere (2—15-proz.) Chromsäure erzeugt die Gehäuse in kürzerer und längerer Zeit, doch erhalten sie in der 5-proz. Lösung eine haltbarere Konsistenz, und die Bildungen lassen sich leichter stufenweise verfolgen als bei der Anwendung stärkerer Lösungen, durch die man nicht hindurchsehen kann.

schwarz gefärbt ist, und zeigt selbst eine Aufstreuung von schwärzlich braunen Substanzmassen, welche den auf der vordringenden Kuppe neu entstandenen Niederschlag darstellen, der, solange er noch nicht in größeren Massen vorhanden ist, stets von der aus dem Gehäuse vordringenden Quecksilberkuppe zerrissen wird, sich am Rande des

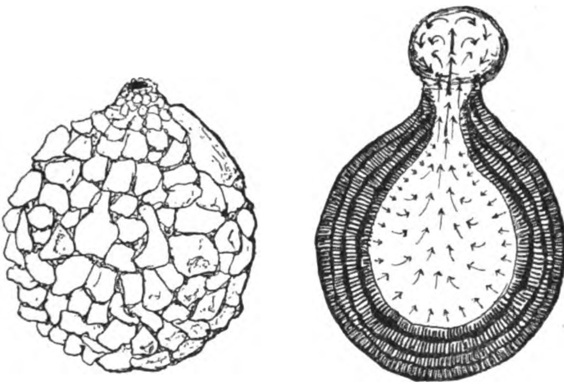


Fig. 87. Fig. 88.

Fig. 87. Saccammina sphaerica M. SARS. Vergr.: 12/1.
Fig. 88. Ideeller Durchschnitt durch einen längere Zeit in Chromsäure (5-proz.) liegenden Quecksilbertropfen. Man sieht die Schichtung der Quecksilberoxydulchromathülle und die radiäre Stellung der Krystalle in ihr. Die Pfeile geben die Druckrichtungen an, welche das Quecksilber aus der Hülle heraustreiben und vorderwärts einen Wirbel im Quecksilber erzeugen. (In der Regel quillt das Quecksilber nicht so knopfartig vor, wie in dem abgebildeten Falle, sondern es schließt die fortwachsende Röhre ohne Anschwellung kuppelartig ab, wie in Fig. 104 ersichtlich.)

braunschwarzen Mündungshalses aber fortgesetzt dem Mündungshalse in größerer, vor dem Druck des Quecksilbers nicht mehr zerberstender Menge anlagert. Es begreift sich das leicht, denn die Kuppenspitze des Quecksilbers ist derjenige Teil des Quecksilbers, der fortgesetzt, da immer neues Quecksilber ausgepreßt wird, die kürzeste Zeit mit der Chromsäure in Berührung ist; alle hinter dem Quecksilberscheitel gelegenen Teile der Quecksilberoberfläche stehen länger unter der Säurewirkung und umgeben sich daher auch mit dickeren festeren Lagen der Oxydulschicht, so daß der Scheitel stets der Ort minoris resistentiae bleibt, der vom Quecksilberdruck durchbrochen wird.

Was preßt nun das Quecksilber aus der festgewordenen Decke hervor?

Untersucht man den mit einem Messer durchgeschnittenen kugligen Anfangsteil eines Tropfengehäuses, das ein bis zwei Tage in einer stärkeren Chromsäure (15—20-proz.) gelegen hat, so daß die

Gehäusewandschicht besonders dick geworden ist, so sieht man, daß die Wand aus mehreren konzentrisch ineinander geschalteten Kugelschalen besteht, daß die Gehäusewand also geschichtet ist, und ferner gewahrt man, daß jede Schicht aus radiär zum Kugelcentrum gerichteten braunroten Kryställchen zusammengesetzt ist. Was die Ursache dieser regelmäßigen Lagerung der Krystalle sein mag, soll hier nicht weiter erörtert werden. Es ist aber verständlich, daß bei der geschilderten radiären Anordnung der Krystalle, sich die an das Größerwerden der Krystalle geknüpfte Volumenzunahme der festen Schalensubstanz, die aus der Vereinigung von Quecksilber und Chromsäure resultiert, nach dem Centrum der Kugelschale hin geltend machen muß, denn nach außen kann sie sich nicht geltend machen, weil die Schichten um so fester sind, je weiter sie nach außen liegen, denn desto energischer sind sie ja der Chromsäurewirkung ausgesetzt; die Wand drückt also während ihres Dickerwerdens auf das eingeschlossene Quecksilber [1]), dieses ist als Flüssigkeit so gut wie inkompressibel und giebt den gesamten Druck an die umschließende Wand zurück; der Druck steigert sich natürlich nach dem Prinzip der hydraulischen Presse sehr rasch mit dem Dickerwerden der Gehäusedecke und schließlich wird er größer als die elastische Widerstandskraft der Decke; letztere muß jetzt reißen und dem bedrängten Quecksilber Auslaß gewähren. Das Aufbrechen der Deckschicht muß an der Stelle erfolgen, wo die Decke zufällig die geringste Widerstandskraft hat; wo das im Einzelfalle ist, kann nicht gesagt werden, weil die Struktur der Decke niemals homogen ausfällt.

Es kann nun keinem Zweifel unterliegen, daß der vorderste Scheitel der an irgend einer Stelle vortretenden Quecksilberkuppe derjenige ist, der im weiteren Verlaufe stets die kürzeste Zeit unter der Einwirkung der Chromsäure steht; denn das Quecksilber wird unabweisbar in der Form eines Wirbels vortreten, weil die der bereits gebildeten Gehäusewand anliegenden Quecksilberschichten wegen Wandreibung langsamer fließen müssen als die keiner Fremdreibung ausgesetzte Axialschicht des Quecksilbers; jede andere Flüssigkeit verhält sich im gleichen Falle ebenso. Der Wirbel ist ein Fontänenwirbel, der aus dem axialen Teil stets neues Quecksilber dem Wirbel-

1) Die neuerzeugte innerste Deckschichtlage nimmt mehr Raum nach dem Centrum hin in Anspruch, als die Quecksilberschicht, die vorher an ihrer Stelle lag. Chromsäure diffundiert stets durch die Gehäusewand zum Quecksilber, aber Quecksilber nicht durch die Wandung hindurch zur Chromsäure.



scheitel zuträgt und es dann fontänenartig nach hinten schiebend, der Chromsäurewirkung dauernd preisgiebt (cf. Fig. 88).

Während somit ganz allmählich ein Quecksilberfaden aus dem Gehäuse hervorgedrückt wird, erfährt das Druckgeschäft gleichzeitig eine Erleichterung dadurch, daß die Oberflächenspannung des vortretenden metallischen Quecksilberscheitels bei der Berührung mit der Chromsäure eine nicht unerhebliche Herabminderung erfährt.

Man kann diese Herabminderung der Oberflächenspannung des Quecksilbers sich leicht dadurch vor Augen führen, daß man der Oberfläche eines im Wasser liegenden Quecksilbertropfens eine mit Chromsäure gefüllte Kapillarröhre nähert, der Quecksilbertropfen beugt sich dann sofort gegen die Kapillarröhre hin vor[1]).

Bei dem Vordringen des Quecksilbers lagern sich die neu hinzukommenden Krystalle sehr oft nicht mehr senkrecht zur Röhrenwand, sondern sie legen sich in eine tangentiale Lage um, was natürlich das Wachstum der Röhre noch weiter fördern muß; manchmal wechselt die Lagerung der Wandkrystalle abschnittsweise auf der Röhre in verschiedenen Richtungen.

Auf diese Weise wächst nun der ursprünglich nur kleine Mündungskegel allmählich zu einer immer länger werdenden Röhre aus, das Tropfengehäuse verläßt das Saccamminastadium (Fig. 88), um in das einer Rhabdammina überzutreten, welches eine kugelige Embryonalkammer, nämlich die kuglige Kammer des Ausgangsstadiums mit daranschließender langer Röhre, dem späteren Zuwachs vorführt. Bleibt die Röhre gerade gestreckt, so entsteht die Form einer Hyperammina friabilis H. B. Brady (84, Taf. 23, Fig. 1—3, 5), oder irgend welcher Rhabdammina (Fig. 89—92); das geschieht aber nur verhältnismäßig selten; meist erscheint die Röhre in irgend welcher Weise gewunden, zuweilen deutlich segmentiert,

1) Van der Mensbrugghe (91 p. 427) hat in neuerer Zeit ganz allgemein die Erniedrigung die Oberflächenspannung beim Kontakt zweier durch Affinität aufeinander einwirkenden Flüssigkeiten auf einen expansiven tangentialen Druck zurückgeführt, also nicht wie seither allgemein üblich auf Drucke, die senkrecht zur Berührungsfläche (bei der gewöhnlichen Tropfenform also radiär gerichtet sind). Diese Erklärung trifft jedenfalls für diejenigen Fälle unbedingt zu, wo an der Berührungsfläche eine feste Substanz, eine widerstandsfähige Niederschlagsmembran gebildet wird, deren Atomvolumen größer ist als dasjenige der Flüssigkeit, auf der sie sich bildet, sofern nicht eine besondere Krystallstellung (wie oben) diese Druckrichtung verändert. (Vergl. auch Physikalische Zeitschrift, 1. Jahrg., 1900, p. 521.)

manchmal ist sie verzweigt; wie sie sich bei ihrem weiteren Wachstum aber auch verhält, fort und fort erinnern ihre Formen in schwächerem oder höchstem Grade an irgendwelche Rhabdamminiden oder Ammodisciden.

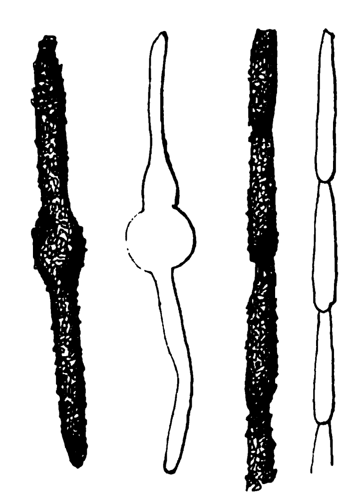


Fig. 89. Fig. 90. Fig. 91. Fig. 92.

Die Tropfen bauen je nach ihrer Größe ihre Gehäuse in $1^1/_2$ bis 3 Tagen auf, dann hat die Chromsäure auch den letzten Achsenfaden in den Röhren in feste Substanz umgewandelt und das Gebilde wächst nicht mehr; es ist ausgewachsen.

Fig. 89. Rhabdammina linearis Brady. Vergr.: 9/1.
Fig. 90. Quecksilbernachahmung der vorigen. Vergr.: 5/1.
Fig. 91. Rhabdammina discreta Brady. Vergr.: 7/1.
Fig. 92. Quecksilbernachahmung der vorigen. Vergr.: 50/1.

1. Die speziellen Vergleichspunkte zwischen der Entstehung der Quecksilbergehäuse und derjenigen der Foraminiferenschale.

Die Vergleiche, welche sich zwischen den Quecksilberexkrescenzen und den Foraminiferengehäusen vom mechanischen Standpunkte aus ergeben, sind folgende:

1) In beiden Fällen wird eine Flüssigkeit von einer festen Hülle umschlossen und durch dieselbe von dem äußeren flüssigen Medium, mit dem sich die eingeschlossene Flüssigkeit nicht mischt, mehr oder weniger isoliert.

2) In beiden Fällen quillt die eingeschlossene Flüssigkeit durch ein Loch der Hülle (Schalenmündung) langsam wieder vor, kommt somit lokal wieder mit dem äußeren Medium in Berührung und bildet unter Beihilfe dieses äußeren Mediums neue Hüllsubstanz. Da in beiden Fällen die Hülle auf der Oberfläche der eingeschlossenen Flüssigkeit (des Quecksilbers bezw. der Sarkode) zur Abscheidung kommt, bezüglich direkt aus der Umwandlung der Oberflächenschicht der Innenflüssigkeit hervorgeht, und diese Oberflächenschicht als diejenige einer Flüssigkeit die Oberflächenspannung des ersten Kapillaritätsgesetzes besitzen muß, so müssen auch

alle weiteren Hüllsubstanzablagerungen, welche die aus der Hüllöffnung hervortretende Innenflüssigkeit gegen das äußere Medium hin absetzt, die Merkzeichen der Geltung des Oberflächenspannungsgesetzes an sich tragen, und es steht zu erwarten, daß beiderseits die entstehenden Gehäuse ihrer Form nach ähnlich ausfallen. Hier liegt für uns das Punctum saliens[1]).

Die später erörterte Aehnlichkeit zwischen den künstlichen Quecksilberexkrescenzen und den zum Vergleich herangezogenen Foraminiferengehäusen ist größer und mannigfaltiger, als ich sie erwartet hatte. Denn vor allem könnte auch hier ein Unterschied störend in die Aehnlichkeiten der Nachahmung eingreifen — nicht der, daß hier Quecksilber, dort die Sarkode arbeitet, das ist für die Mechanik durchaus nebensächlich — sondern derjenige, daß Quecksilber eine einheitliche Flüssigkeit ist, die eine homogene Oberflächenspannung besitzt, während wir bei den Foraminiferen auf ein Flüssigkeitsgemenge mit Schaumspannung gestoßen sind, das also nach unseren früheren Erörterungen eine anomogene Oberflächenspannung im Sinne Roux' besitzen kann und wird. Eine anomogene Oberflächenspannung kann aber beliebige Gestaltungsformen der Oberfläche hervorrufen, während die homogene Spannung der Quecksilberoberfläche, von zufälligen Störungen abgesehen, bei ihren neuen Schalenzusätzen an die Gestaltungsformen mit absoluten Minimalflächen gebunden ist, und deshalb bloß Röhren mit kreisförmigem Querschnitt, also cylinderförmige Röhren ansetzen kann. Wenn nun trotzdem die beiderseitigen Aehnlichkeiten in dem später umrissenen Umfange so auffällige sind, so deutet das darauf hin, daß bei den nachgeahmten niederen Foraminiferen die Anomogenität der Sarkodeoberfläche während des Baustadiums nicht sehr groß sein kann. Das begreift sich leicht, denn wir haben die anomogene Oberflächenspannung der lebenden Materie mit ihrer inneren Differenzierung in

---

1) Unbedingte „Kongruenz“, nicht bloß „Aehnlichkeit“, bei sonst gleichen Nebenumständen (gleicher Größe, gleicher Temperatur etc. etc.) wäre nur dann zu erwarten, wenn 1) die Oberflächenspannung des Quecksilbers gegen die Chromsäure genau die gleiche wäre, wie diejenige der Sarkode gegen das Meerwasser, wenn 2) das entstehende Quecksilberoxydulchromat genau das gleiche Atomvolumen und eventuell das gleiche specifische Gewicht besäße wie das Foraminiferengehäuse, wenn 3) die Geschwindigkeit des Wachstums in beiden Fällen die gleiche wäre und wenn 4) beiderseits einheitliche Flüssigkeiten vorlägen. Keine dieser Bedingungen ist erfüllt, und wir werden uns deshalb mit „Aehnlichkeit“ begnügen müssen.

Zusammenhang gebracht, und früher schon gesehen, daß in Analogie mit hier die innerlich weniger differenzierten embryonalen Furchungszellen weniger Abweichungen von den homogenen Spannungen aufweisen, als die höher differenzierten Zellen des späteren Embryos. Die niederen Foraminiferen, die wir nachzubilden imstande sind, sind offenbar noch nicht so weitgehend differenziert, ihre Oberflächenspannung ist noch homogener, wenn wir uns einmal so ausdrücken wollen, oder richtiger noch nicht so heterogen, als bei den vorher behandelten höheren vielkammerigen Foraminiferen, die sich vorläufig (da wir noch kein Flüssigkeitsgemenge mit anomogener Innenspannung komponiert haben) noch einer direkten Nachahmung entziehen, obgleich, wie wir wissen, ihr ganzer Bau mit seinen homologen konstanten Randwinkeln durchaus zeigt, daß auch er von den Kapillaritätsgesetzen (dem ersten und zweiten) dirigiert worden ist, und daß also auch er prinzipiell nachahmbar sein muß.

2. Nebensächliche Ungleichheiten bei dem Vergleich der Quecksilberexkrescenzen mit den Gehäusen niederer Foraminferen.

1) Gleichgiltig ist, welche Kräfte die bauende Flüssigkeit aus der Gehäuseöffnung in beiden Fällen hervortreiben. Die Mechanik des Aufbaues der Wand wird nicht dadurch alteriert, daß sie in dem einen Falle durch eine Flüssigkeit erzeugt wird, die wie die Sarkode durch Wachstum und Aufquellung aus ihrem früheren Wohnraum hervorgedrückt wird, während im anderen Falle der Druck der größer werdenden Krystalle das Vordrücken der Flüssigkeit des Quecksilbers besorgt. Wesentlich ist nur, daß die Flüssigkeit in beiden Fällen über die Schwelle der früheren Wand hinaus vorrückt und bei dem Vorrücken neue Wandteile an die Schwelle ansetzt.

2) Gleichgiltig ist ferner, daß bei den uns jetzt beschäftigenden sandschaligen Foraminiferen mit der eigentlichen Schalenwandsubstanz, d. i. mit der Kittmasse zugleich Fremdkörpr in die Wand hineingeschoben werden, während bei den Quecksilberexcrescenzen die Wand durch chemische Umbildung der Quecksilberoberfläche erzeugt wird. Uns kommt es ja hier gar nicht auf die specifische Eigenart der Wandsubstanzen an, sondern auf die Form, welche die Wand unter der Leitung der Oberflächenspannung annimmt.

Die Quecksilberexkrescenzen ähneln in Bezug auf ihre Wandgefüge, wie hier en passant erwähnt werden soll, der Wandkomposition der kalkigen Foraminiferen. Die Polarisationserscheinungen der polythalamen Kalkschaler (schwarzes Kreuz auf jeder

Kammer bei gekreuzten Nikols) weisen bekanntlich darauf hin, daß innerhalb der Kalkwand der Kalk in krystallinischem Zustand abgelagert ist und daß die einzelnen Kalkkrystalle in der Kammerwand radiär, senkrecht zu den beiderseitigen Wandoberflächen, also genau wie die Quecksilberchromatkrystalle in der Wand der Anfangskammer der Exkrescenzen gelagert sind. Weiterhin ist bekanntlich auch die konzentrische Wandschichtung, die wir neben der radiären Krystallstellung bei den Exkrescenzen beobachtet haben, zugleich ein Kriterium für die perforaten kalkschaligen Foraminiferen.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich beiläufig eine eigentümliche optische Erscheinung erwähnen, die ich bei pelagisch gefischten intakten Schalen der Globigerina bulloides, deren äußere Schalenfläche mit Stacheln und halbkugeligen Trichtern ausgestattet war, sehr häufig angetroffen habe. Im gewöhnlichen (nicht polarisierten) Licht des Abbe'schen Beleuchtungsapparates erschien bei Beobachtung mit Seibert's periskopischem Okular 2 und Objektiv 2 (Vergr. 100 : 1) bei einer gewissen Fokuseinstellung, die für das Objekt selbst viel zu hoch war und die die Konturen der Schalenwand selbst nur noch als verschwommenes Nebelbild faßte, eine sehr feine, aus sechseckigen Maschen bestehende Straminzeichnung, deren Felder um vieles kleiner waren, als diejenigen sechseckigen Felder, die von der Aneinanderlagerung der halbkugeligen Trichter und kantiges Emporsteigen ihrer Trennungswände gebildet werden. Ich vermute, daß es sich hier um ein Schattennetz handelt, welches von den zu den Wandflächen senkrecht orientierten Krystallen durch Reflektion der von dem Beleuchtungsapparat herkommenden Lichtstrahlen an den Krystallwänden erzeugt wird, so daß auch diese optische Erscheinung bei einer künftigen Strukturanalyse der Kalkwand eine gewisse Beachtung verdient.

Inwieweit die beiderseits ähnlichen Krystalllagerungen und Schichtenbildungen in den Wänden auf ähnliche physikalische Bedingungen zurückzuführen sind, und inwieweit nicht, ist zur Zeit nicht diskutierbar, da hierbei offenbar nicht ganz einfache Vorgänge im Spiele sind, deren detaillierte empirische Aufdeckung ich zur Zeit noch nicht zu geben vermag [1]).

1) Es ist nicht unwahrscheinlich, daß bei der Einstellung der chemisch abgeschiedenen Krystalle der Exkrescenzen elektrische Kräfte mit im Spiele sind, da ja bei den chemischen Umsetzungen und nach denselben notwendig elektrische Potentialdifferenzen entstehen müssen. Dasselbe würde für die Foraminiferen gelten können, doch sind die Bedingungen des Systems hier und dort insofern verschieden, als die durch ihre Oberflächenspannung die Ausgestaltung der Gehäusedecke dirigierende Flüssigkeit in dem einen Fall, bei den Exkrescenzen nämlich, ein Leiter erster Klasse ist, in dem zweiten Fall aber ein Leiter zweiter Klasse, d. h. ein Elektrolyt, als welcher die lebende Substanz bekanntlich allgemein auftritt.

3. Systematische Vergleichung der beiderseitigen Formtypen.

In dem von mir entworfenen System der Foraminiferen habe ich die Rhabdamminiden an den Anfang gestellt, deren Familiendiagnose folgendermaßen lautet (Rhumbler 95):

Schale (selten rein chitinig, meist aus Fremdkörpern zusammengesetzt), in der Regel von erheblicher Größe, einkammerig, oft verzweigt oder strahlenförmig, manchmal durch Schaleneinschnürung segmentiert, aber niemals wirklich gekammert; nie dicht oder regelmäßig perforiert, mit einer oder doch nur wenigen Mündungen.

Ich nannte die hier zusammengefaßten Formen Rhabdamminidae, weil die stabförmige Rhabdammina durch ihre bei einzelnen Species, z. B. bei Rhabdammina discreta H. Brady, vorkommende unregelmäßige Segmentierung den Uebergang zu höheren polythalamen Formen darstellt, und weil ich mich bemühte, mit den Familiennamen zugleich die wahrscheinlichen Hauptstufen der Stammesgeschichte zu charakterisieren (Fig. 91).

Auch die Quecksilberexkrescenzen zeigen in einzelnen Exemplaren eine ganz analoge Segmentierung, wie ein Vergleich der Photos 6a—c der Tafel mit Fig. 94 deutlich zeigen wird. Die beiderseitige Aehnlichkeit ist unverkennbar. Die Segmentierung wird bei den Quecksilbergehäusen ihre Ursache in zeitweisen Stockungen des Quecksilbervormarsches und im darauf folgenden rascheren Vorfließen desselben seinen Grund haben. Man kann sich denken, daß in der Röhre irgend ein Hindernis (eine abnorme Krystalllagerung etwa) eingetreten ist, das dem ungehinderten Weiterrücken des Quecksilbers Widerstand in den Weg legt. Das Quecksilber wird also temporär zurückgehalten. Die Wanddicke und der mit ihr verbundene elastische Druck wächst nun, bis das Hindernis überwunden ist. Ist es überwunden, dann fließt das Quecksilber rascher und jetzt in größerer Menge aus, weil es unter größerem Drucke steht, als sonst, wenn es kontinuierlich ausfließt. Es handelt sich also offenbar hier um eine aus der Mechanik reichlich bekannte Erscheinung, nämlich um eine periodische Ueberwindung eines Reibungswiderstandes. Bei der Zurückstauung entsteht die Verengerung, beim rascheren Vorwärtsfließen die Aufbauschung der Röhre. Bei den betreffenden Foraminiferen muß eine ganz ähnliche Periodicität vorliegen, sie bauen nicht kontinuierlich, wie ihre nicht segmentierten Artverwandten, sondern mit verschiedener Intensität, wie das periodisch gehemmte Quecksilber. Die Segmentierung kann beiderseits

bei allen Formgestalten auftreten, sie ist aber hier wie dort nicht häufig.

Von den Rhabdamminiden lassen sich sieben Unterfamilien unterscheiden.

An erster Stelle steht die erste Unterfamilie der Myxothecinae, deren Charakteristik folgendermaßen lautet.

Schale nie unverschiebbar, starr und fest, sondern Weichkörper von einer weichen, formveränderlichen bezw. dünnhäutigen, chitinähnlichen oder protoplasmatischen Hülle umgeben; kugelig oder schlauchförmig. Zuweilen hinfällige Sandauflagerungen auf der Hülle.

Die Formen dieser Familie lassen sich nur unter weiterer Nachhilfe nachahmen, wenn man eine sehr geringprozentige Chromsäure verwendet (ca. 1-proz.). Die Quecksilbertropfen überziehen sich dann mit einer dünnhäutigen Hülle, die ihre Rückkehr zur Kugelform verhindert. Da die Hüllhaut aber zu dünn ist, drückt sie das Quecksilber nicht vor, und man muß dem Quecksilber selbst die Form geben, die es dann unter seiner Hülle beibehalten soll. Derartige Nachahmungen haben natürlich wenig Interesse, interessant werden die Nachahmungen erst, wenn das Quecksilber selbst als Formgeber auftritt.

Die zweite Unterfamilie der Astrorhizinae besitzt folgende Merkmale: Die (ziemlich lose aus Sand und Schlamm zusammengebauten) Schalen sind fladenförmig niedergedrückt oder röhrenförmig. Die platten Formen mit eckigen oder unregelmäßig ausstrahlenden Rändern oder mit verzweigten Aesten (Fig. 46) Schalenmündungen an den Ecken und an den Enden der Zweige.

Die fladenförmig niedergedrückten Gestaltungsformen entstehen bei den Quecksilbernachahmungen jedesmal, wenn die Tropfendurchmesser größer als ca. 2 mm genommen werden; sie entstehen gelegentlich aber auch bei kleinen Tropfen. Die Oberflächenspannung ist dann zu schwach, um gegen die Schwerkraftwirkung aufzukommen (Fig. 17 der Tafel). Verzweigungen jeder Art sind auch bei den Quecksilbergehäusen häufig. Sie entstehen durch Einreißen der Hülldecke an mehreren Stellen zu gleicher Zeit, das Quecksilber rückt dann durch die verschiedenen Risse der Hülle gleichzeitig nach verschiedenen Richtungen hin vor, und baut nach jeder der Richtungen eine Röhre an, die sich unter Umständen wieder verzweigen können, so daß die Gesamtschalenform eine astartig verzweigte oder sternförmige wird (Fig. 93).

Es müssen hierbei ähnliche, aber noch ausgiebigere Stockungen des Quecksilbervorrückens angenommen werden, als bei der Ent-

stehung der Segmentierung. Das Quecksilber sucht sich unter der starken Pressung seiner Hülle neue Auswege, weil die früheren aus irgend welchen Gründen versagen oder weil Störungen im Krystallansatz der Wand weniger widerstandsfähige Wandstrecken hervorgebracht haben. In ähnlicher Weise können sich auch die Verästelungen und Strahlen der Astrorhizinen dadurch anlegen, daß sie die frühere Hüllwand seitlich durchbrechen.

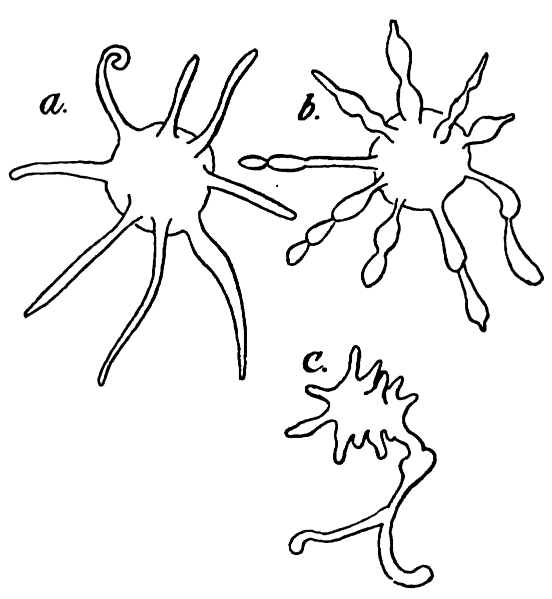


Fig. 93. **Strahlig gebaute Quecksilberexkrescenzen** (in einer $3^1/_2$-proz. Chromsäure nach 4 Wochen vom Hg gebaut). Verg. 100/1.

Als ich zum erstenmal Quecksilber mit Chromsäure übergoß, hatte ich eigentlich nur auf die Entstehung astrorhizinenähnlicher Bildungen gerechnet, weil ich nicht vermuten konnte, daß die Hülle eine so regelmäßig radiär und konzentrisch geschichtete Struktur annehmen würde, wie sie es meistens thut.

Bei den radiären und verzweigten Exkrescenzen läßt sich meistens ein häufigerer Wechsel der Krystalllagerungen ohne weiteres leicht erkennen, der für die stattgefundenen Störungen verantwortlich gemacht werden kann.

Die dritte Unterfamilie Saccammininae hat folgende Merkmale: Schale annähernd kugelig (aus mehr oder weniger fest verkitteten Fremdkörpern zusammengesetzt). Eine oder wenige Gehäusemündungen. Die Gehäuse mehrerer Individuen backen manchmal zu Aggregaten und Kolonieen zusammen.

Die Entstehung der Saccammina-Form haben wir schon früher besprochen und in Figg. 87 und 88 abgebildet; sie ist der Grundtypus für diese ganze Unterfamilie. Zuweilen bricht, wie schon aus der Besprechung der Astrorhizinen hervorgeht, das Quecksilber gleichzeitig an mehreren Stellen aus der anfangs kugeligen Hülle

hervor und setzt dann dementsprechend mehrere Pylomtuben auf, solche Formen ähneln dann in merklichem Grade den mehrmündigen Storthosphaera F. E. Schulze und Thurammina Brady.

Koloniale Schalenverschmelzungen, wie sie innerhalb unserer Unterfamilie bei Saccammina socialis H. Brady und im Genus Sorosphaera H. Brady vorkommen, entstehen leicht bei den künstlichen Nachahmungen, wenn man die Quecksilbertropfen von Anfang an bis zu gegenseitiger Berührung aneinanderschiebt.

Die Entstehung der Saccamminen-Gehäuse setzen eine regelmäßigere Ausgestaltung und Druckverteilung innerhalb der Hülldecke voraus als die Astrorhizinen-Formen, sie verdienen systematisch höher gestellt zu werden als die Astrorhizinen, wie das von mir bereits früher geschehen ist.

Die vierte Unterfamilie der Rhizammininae vereinigt in sich Formen, die sich aus der Unterfamilie der Myxothecinae durch Ausbildung einer sehr regelmäßigen Röhrenform entwickelt haben. Sie können demgemäß kurz folgendermaßen charakterisiert werden: Lange, dünne, einfache oder verzweigte, chitinig-sandige Röhren.

Da ihre Nachahmung eine sehr dünnwandige Gehäusedecke verlangt, die für die Fortbewegung des eingeschlossenen Quecksilbers nicht den genügenden Radiärdruck abzugeben vermag, so gilt hier dasselbe wie für die Myxothecinen, sie lassen sich nur durch weitere Nachhilfe nachahmen, und derartige Nachahmungen werden hiermit für uns wieder interesselos.

Durch die feste Verkittung der Gehäusewand wird die fünfte Unterfamilie der Rhabdammininae in all ihren Formgestalten nachahmbar, die Gehäuse haben auch hier Röhrenform, an deren einem Ende manchmal die kugelige Anfangskammer deutlich erhalten bleibt. Die allgemeine Diagnose der Rhabdammininen lautet: Gehäuse röhrenförmig, gerade oder sternförmig oder verzweigt (aus Fremdkörpern zusammengesetzt), mit festgefügter Wandung, zuweilen unvollkommen segmentiert.

Da wir das Wachstum der Quecksilberexkrescenzen schon bis zum Rhabdammina-Stadium (p. 271) verfolgt haben, und auch die Ursachen der Verzweigung und Segmentierung schon erörtert wurden, so bleibt hier nichts weiter zu sagen, als daß gerade die hierhergehörigen Formen besonders leicht und täuschend von unseren Quecksilbertropfen nachgeahmt werden, wofür als Beleg die durch ihre Segmentierung sich als am höchsten stehende Hyperammina subnodosa H. Brady (Fig. 94) angeführt werden mag, die mit der künstlichen Nachahmung (Photographie 6a—c) in Vergleich gestellt

sei. Von den verzweigten Formen ist es vor allem Hyperammina ramosa (Fig. 95), die in täuschendster Weise von den Quecksilberexkrescenzen in ihren Formen kopiert wird (Fig. 96).

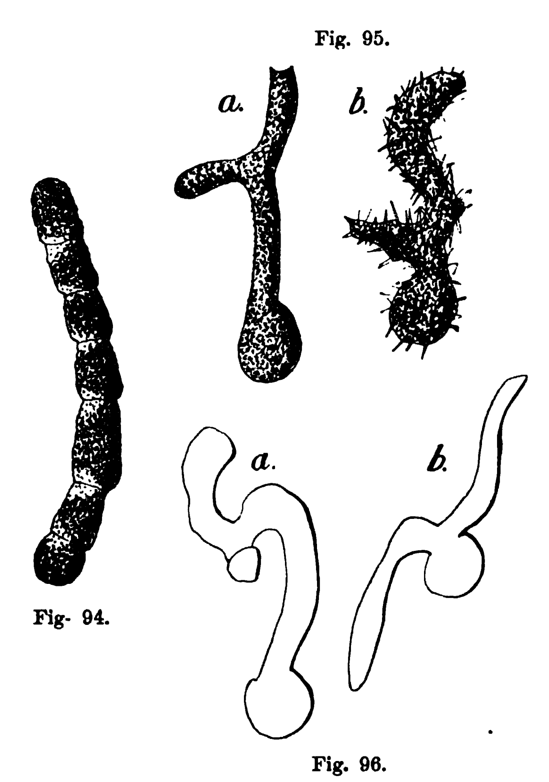


Fig. 94. Hyperammina subnodosa Brady. Verg.: 5/1. (Man vergleiche die Quecksilbernachahmung Phot. 6a—c der Taf.)

Fig. 95. Hyperammina ramosa Brady. (Das Exemplar b mit Schwammnadeln besetzt, die bei dem Vergleich mit Fig. 96b in Abzug zu bringen sind); nach Brady 84, Taf. 23, Fig. 16 u. 18. Vergr.: ca. 6/1.

Fig. 96. Quecksilbernachahmungen der vorigen. Vergr.: 6/1.

Die sechste Unterfamilie Hippocrepininae zeichnen sich durch folgendes Merkmal von allen vorgenannten aus: Die späteren Teile des sandwandigen Gehäuses erweitern sich trichterartig.

Die Angehörigen dieser kleinen Unterfamilie, nämlich das Genus Hippocrepina Parker und Jacullela H. Brady entziehen sich a priori jeder Nachahmung dadurch, daß das Quecksilber nicht imstande ist, beim Weiterbau seiner Decke ein immer reichlicheres Quecksilbervolumen vorfließen zu lassen, wie das hier die offenbar rasch anwachsende Sarkodemasse der Foraminifere thut. Diese Unterfamilie fällt also für unsere Nachahmung ganz aus, da sich auf die von uns zur Anwendung gebrachte Art und Weise ihr Hauptcharakteristikum nicht erreichen läßt.

Die siebente und letzte Unterfamilie, die Girvanellinae, bringen zum erstenmal Hin- und Herwindungen der Gehäuse zur Ausbildung. Diese Hin- und Herwindungen stellen den ersten Anfang derjenigen Aufwindungen dar, die dann in konsequenter Einhaltung der einmal aufgegriffenen Windungsrichtung zur Ausbildung

spiralischer Gehäuse führen, wie wir sie bei der Familie der Ammodisciden besprechen werden.

Die Diagnose der Girvanellinae lautet: Gehäuse mehr oder weniger festgewachsen, mit kugeliger oder ovaler Anfangskammer, sonst eine gleich weite Röhre darstellend, welche sich in unregelmäßigen Hin- und Herwindungen aufknäuelt.

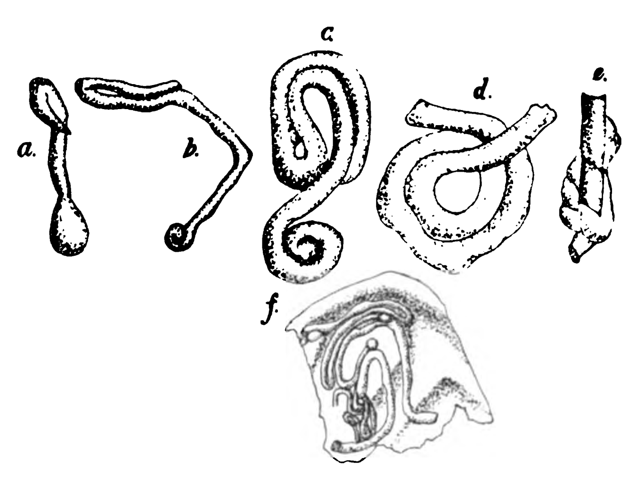


Fig. 97. (Hyperammina) Tolypammina vagans BRADY. a—e jurassische Exemplare (bis 4 mm lang) nach R. HAEUSLER: (a, b u. d aus 83 (a), Taf. 2, Fig. 2, 4 u. 5), (Fig. c u. e aus 83, Taf. 3, Fig. 7 u. 9); f recentes Exemplar, nach BRADY (84, Taf. 24, Fig. 2). Vergr.: ca. 8/1.

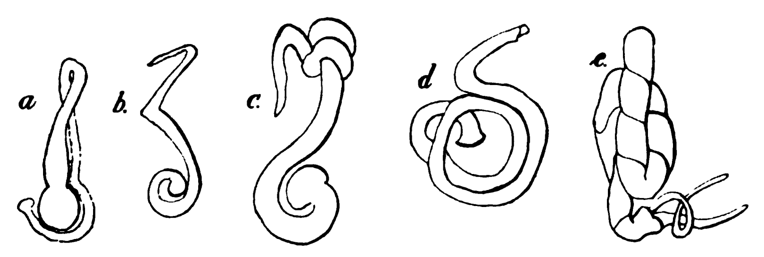


Fig. 98. Den Hyperamminen (Fig. 97a—e) entsprechende Quecksilbernachahmungen. Vergr.: 5/1.

Neben der geradegestreckten Rhabdamminaform ist diejenige einer unregelmäßigen in verschiedenem Sinne wechselnde Aufknäuelung, wie sie für die Girvanellinen als Neuerscheinung im System charakteristisch ist, diejenige, welche am nächst häufigsten zur Beobachtung kommt. Die beiderseitigen Aehnlichkeiten sind oft geradezu verblüffend (vergl. Fig. 97 mit 98; ferner Photo 13 u. 14 der Tafel mit Fig. 97e u. d). Es läßt sich unschwer erkennen, daß das Fest-

wachsen auf einer Unterlage, das sich hier als weiteres Merkmal hinzugesellt, durch Unebenheiten und dergleichen die Unregelmäßigkeit der Aufknäuelung außerordentlich fördert (cf. p. 208). Dieser Thatsache entsprechend sind auch diejenigen Nachahmungen die treffendsten, bei denen sich die hervorwachsenden Röhren über die Decken anderer größerer, abgeplatteter Quecksilbertropfen hinweglegen und in enger Anschmiegung an dieselben alle Niveauänderungen mit ihnen gemeinsam durchmachen (vergl. Photo 17 der Tafel mit Fig. 97f).

Wir sind in unseren Betrachtungen an das Ende der Familie der **Rhabdamminidae** gelangt und sehen, daß sich von diesen Formen nur diejenigen einer gestaltlichen Nachahmung durch die Quecksilberexkrescenzen entziehen, die entweder die Herstellung einer so dünnen Gehäusedecke verlangen, daß dieselbe das Quecksilber nicht selbständig vorzudrücken vermag (Myxothecinae und Rhizammininen), oder die bei dem Weiterbau der Röhren eine ständige Volumzunahme der bauenden Flüssigkeit verlangen (Hippocrepininae), die von dem Quecksilber nicht geleistet werden kann. Alle übrigen in den anderen Unterfamilien vorkommenden Gestaltungsformen werden auch von den Quecksilberexkrescenzen mehr oder weniger häufig und mit größerer oder geringerer Detailähnlichkeit kopiert.

Die durch die künstlichen Nachahmungen erzielbaren Aehnlichkeiten erstrecken sich aber über das Gebiet der Rhabdamminiden hinaus in dasjenige der 2. Familie der **Ammodisciden** hinein.

Die Ammodisciden lassen sich folgendermaßen kennzeichnen:

Einfache (d. h. nicht verzweigte) monothalame, aber manchmal unregelmäßig segmentierte Röhren mit mehr oder weniger vollständiger spiraler Einrollung. Imperforat.

Die spiralische Aufrollung ist es, welche diese Familie systematisch über die Rhabdamminiden emporhebt.

Die spiralische Aufrollung ist offenbar zum Teil in engem Anschluß an die Unterfamilie der Girvanellinen entstanden, indem deren Aufrollung nicht mehr unregelmäßig verlief, sondern eine mehr oder weniger regelmäßige in einem Sinne verlaufende wurde.

Das Genus Lituotuba führt diese Umwandlung vor, die sich zuerst am Primordialende der Schale ab-



Fig. 99. Lituotuba (Trochammina) proteus (Karrer). Vergr.: 20/1 (nach Brady 84, Taf. 40, Fig. 4). Man vergleiche hierzu das Quecksilbergehäuse, Phot. 15b u. 16 der Taf.

spielt, während das Wachstumsende meist noch geradegestreckt bleibt, auf diese Weise wahrscheinlich noch auf Verwandtschaftsbeziehungen zu den geradegestreckten Rhabdammininen hinweisend.

Die krummstabförmige Gestalt, die hiernach für das Genus Lituotuba resultiert, findet sich auch unter den Quecksilberexkrescenzen (cf. Photo 16 der Taf.).

Zum anderen Teil aber hat sich offenbar die spiralische Aufrollung von der gestreckten Röhrenform der Rhabdammininen aus direkter dadurch abgeleitet, daß die ursprünglich gerade gestreckten Röhren sich etwas einkrümmten und dann erst durch Stärkerwerden der Krümmung zu lockeren Spiralen wurden, deren Umgänge sich vorläufig noch nicht berührten, bis dann später die Aufrollung eine immer vollständigere und der Zusammenschluß der Spiralumgänge

Fig. 100.

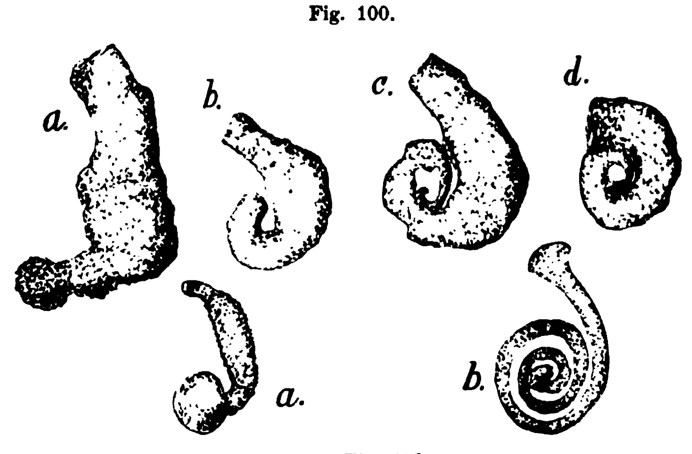


Fig. 101.

Fig. 100. a—d. In verschiedenem Grade spiralisch aufgerollte Psammonyx vulcanicus Doederlein. Nach Präparaten und Zeichnungen von Prof. Doederlein. Vergr.: 4/1.

Fig. 101. Quecksilbernachbildungen der vorigen in zwei verschiedenen Aufwindungsgraden. Vergr.: 5/1.

ein immer dichterer wurde. Der dichtere Zusammenschluß wurde auch hier zuerst am Primordialende eingeleitet und erreicht. Die Psammonyx vulcanicus Doederl. führt die hierhergehörigen Uebergangsformen in geschlossener Reihe von einer schwachgekrümmten, etwas abgeplatteten Röhre bis zur losen spiralischen Einrollung vor. Ihren Formgestalten laufen auch hier wieder einige der Quecksilberexkrescenzen parallel (Fig. 100 u. 101).

Die Aufwindung ist dann weiterhin bei verschiedenen Genera eine verschiedene:

Bei Gordiammina ist sie ganz unregelmäßig, verläuft aber wie bei einem Fadenklingel etwa immer in demselben Sinne (Fig. 102, vgl. auch Photogramm 4 der Tafel, wo das Ende der Exkrescenz jedoch zu geradegestrecktem Verlauf zurückkehrt).

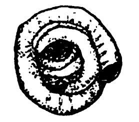
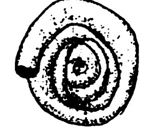



Fig. 102. Gordiammina (Ammodiscus) gordialis (J. u. P.) nach Brady 84, Taf. 38, Fig. 7 u. 8. Vergr.: 56/1. Man vergl. hierzu die Quecksilbernachbildung, Fig. 15b der Tafel.

Bei Ammodiscus[1]) erfolgt die Aufwindung in einer Ebene (cf. Photogramm 18).

Bei Turitellopsis steigt sie um eine lange Achse wendeltreppenartig in die Höhe (Fig. 103).

In der planospiralen Aufwindung der Ammodiscus und der schraubenspiraligen der Turitellopsis sind dann auch für die echt gekammerten Formen gleichzeitig zwei Grundtypen der Aufrollung gegeben, die immer und immer wieder, wenn auch manchmal durch die Kammeranordnung versteckt und nicht ohne weiteres erkennbar, in allen höheren Familien wiederkehren. Diese beiden Typen sind offenbar die wichtigsten von allen, denn sie haben von allen die weiteste Verbreitung. Neben ihnen existieren bloß noch zwei Grundtypen, nämlich der bi- oder pluriseriale Textularidentypus, der eine zwei oder mehr-

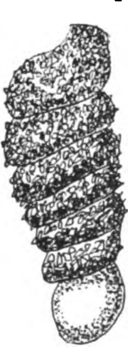


Fig. 103. Turitellopsis (Ammodiscus) schoneanus (Siddall). Vergr.: 450/1. Vergl. hierzu die Quecksilbernachahmung Phot. 7 u. 10 der Taf.

reihige Kammeranordnung aufweist, und der cyklische Typus, der aus dem spiralischen entstanden, seine letzten Kammern in konzentrischen Kreisen um die früheren herumlegt, wie das bei den Orbitolitidae

1) Die lose Spirale erreicht auf sandschaligem Gebiet im Genus Ammodiscus ihre höchste Vollendung (Photogramm 18 der Taf.) und giebt vorher einen rein kalkigen imperforaten Seitenzweig ab, nämlich die Unterfamilie der Cornuspirinen mit dem Genus Cornuspira, dessen Zusammenhang mit Psammonyx nicht bezweifelt werden kann. Brady bildet nämlich (84, Taf. 11, Fig. 8 u. 9) zwei „monstrous specimens“ von Cornuspira foliacea (Philippi) bezeichnete Schalen ab, die ihrer Form nach ebenso gut zu Psammonyx gestellt werden könnten, die aber durch ihre Kalkschale ihre Zugehörigkeit zu Cornuspira dokumentieren, und somit sozusagen als kalkschalige Psammonyx den behaupteten Zusammenhang zwischen Psammonyx und Cornuspira ad oculos demonstrieren.

der Fall ist. Da eine Nachahmung der letztgenannten, textulariden und cyklischen Typen natürlich nur durch wirklich gekammerte Gebilde a priori möglich sein kann, und die Quecksilberexkrescenzen nicht über eine seichte Segmentierung hinausgehen, so reichen die Nachahmungen des Quecksilbers nicht bis zu ihnen heran.

Die Quecksilbergehäuse kopieren in vielen Exemplaren die Entstehung der Spiralformen. Unter mannigfachen Krümmungen bilden sich häufig Spiralen bis zu $2^1/_2$ Umgängen aus. Diese Spiralen sind meist nur lose, in einzelnen selteneren Fällen kommen die Umgänge aber zu vollständigem Zusammenschluß, wenigstens an ihrem Primordialende (Photo 15a u. b und 16 der Tafel).

Die Windungen können wie bei Gordiammina unregelmäßig verlaufen (Fig. 102), sie können sich wie bei Ammodiscus in bloß einer Ebene hinziehen oder wie bei Turitellopsis in langer Achse wendeltreppenartig in die Höhe steigen (Photo 7 u. 10). Die überhaupt bei den Foraminiferen vorkommenden Grundtypen der spiralen Aufrollung (nämlich die in einer Ebene bleibende planospirale und die verschiedenen Ebenen zugehörige Schraubenspirale) sind also auch bei den künstlichen Gehäusen vertreten, allerdings nur so, wie sie bei den primitivsten Formen, den Ammodisciden, angetroffen werden, nicht in der hohen Vollendung und nicht in der durch die Kammerbildung der höheren Formen, wie z. B. der Miliolinen, Buliminen, Cassidulinen, Cristellarinen, Polymorphinen, Endothyriden und Rotaliden bewirkten Kompliziertheit.

Unsere systematische Revue hat uns gezeigt, daß thatsächlich fast alle innerhalb der beiden Familien der Rhabdamminiden und Ammodisciden vorkommenden Gestaltungsformen auch bei den Quecksilberexkrescenzen mehr oder weniger häufig vorkommen. Das Wenige unter den Rhabdamminiden, was sich durch Dünnschaligkeit oder starkes Anwachsen des bauenden Sarkodevolumens der Nachahmung entzog, kann hierbei überhaupt nicht als Widerspruch in Betracht kommen, weil es von Anfang an Bedingungen stellt, die von dem Baumeister „Quecksilber“ nicht erfüllt werden können.

Aber eine Frage drängt sich hier noch auf:

4. Wie kommt es, daß die verschiedenen Gestaltungstypen bei den Quecksilberexkrescenzen unter Umständen in einem Versuch alle nebeneinander vorkommen, während sie bei den Foraminiferen auf bestimmte Arten verteilt sind?

Bei den Foraminiferen werden wir unstreitig die Beschränkung auf gewisse Gestaltungsformen, die für eine bestimmte Species

charakteristisch sind, auf ganz bestimmte Anomogenitäten in der Sarkodespannung der betreffenden Species zurückführen, die sich (nach Maßgabe des Variationsvermögens der betreffenden Formen in mehr oder weniger engen Grenzen) vom Muttertier auf die Nachkommen übertragen.

Bei dem Quecksilber als einer einheitlichen Flüssigkeit kann eine derartige innere Anomogenität nicht in Frage kommen. Es ist aber leicht einzusehen, daß bei unseren Versuchen eine äußere Anomogenität, nämlich eine zeitweise oder andauernde Ungleichheit in der prozentarischen Zusammensetzung der Chromsäure, an Stelle der inneren Sarkodeanomogenität treten muß. Die Umgebung eines Quecksilbertropfens mit absolut größerer Oberfläche als andere um ihn herumliegende Tropfen wird in derselben Zeit dem äußeren Medium mehr Chromsäure entziehen als diese mit ihren absolut kleineren Oberflächen. Benachbarte Tropfen mit kleinerer Oberfläche werden daher auf der Seite, auf welcher der Tropfen mit größerer Oberfläche liegt, von weniger Chromsäure umgewandelt werden, als auf den anderen Seiten; ihre Hülldecke kann auf dieser Seite nicht dieselbe Dicke zur selben Zeit erreichen wie auf den anderen Seiten, auf denen nicht so viel Chromsäure verbraucht wird, und was dergleichen Anomogenitäten mehr sind, die durch die willkürliche Zusammenlagerung verschieden großer Tropfen notwendig in der prozentarischen Zusammensetzung der umgebenden Chromsäure entstehen müssen, und die offenbar bei unseren Experimenten gerade sehr lange erhalten bleiben.

Daß derartige Anomogenitäten auf die Entstehung der Hülle und auf den von ihr ausgeübten Radiärdruck sehr stark einzuwirken vermögen, das werden wir auch später als wahrscheinlich erkennen, wenn wir den negativen Geotropismus der Quecksilberexkrescenzen in den höheren Chromsäurestufen ($>$ 5 Proz.) einer Erklärung zu unterziehen versuchen. Es liegt weiter auf der Hand, daß es für die formgebende Oberflächenspannung der bauenden Flüssigkeit einerlei ist, ob die zur Erzielung einer bestimmten Gestaltungsform (der spiralischen z. B.) notwendige Spannungsanomogenität ihr von außen oder von innen zugetragen wird, wenn die Anomogenität eben nur da ist. Bei den Foraminiferen wird die zu den Einzelformen notwendige Anomogenität der Oberflächenspannung durch innere Anomogenität erzeugt, während das äußere Medium, das Meerwasser, gleich bleibt; bei den Quecksilbertropfen ist die Zusammensetzung im Innern gleich, aber das äußere Medium wird anomogen. Nun ist es leicht einzusehen, daß sich eine Anomogenität im äußeren Me-

dium zu ganz anderen Dimensionen durch künstliche Handgriffe steigern läßt, als dies im Innern der Sarkode, die eben nur einen enger bemessenen Kreis von Anomogenitäten zur Verfügung hat, nach all unseren Erfahrungen zu geschehen pflegt. Wir speciell haben die Anomogenitäten in der Chromsäure dadurch gesteigert, daß wir die Chromsäure in Krystallen erst nachträglich in dem Wasser lösten, in welchem die Quecksilbertröpfchen bereits eingelagert waren. Dadurch geschieht es, daß die raschwirkende Chromsäure während ihrer Lösung anfänglich in sehr verschiedenen Konzentrationsgraden an die den Chromsäurekrystallen näher und entfernter liegenden' Quecksilbertropfen anschlägt und auf ihnen Anomogenitäten erzeugt, die sich im verschieden starken Anlaufen der spiegelnden Quecksilberoberfläche äußerst deutlich dem Auge kundgiebt. Die Anomogenitäten sind also schon eingeleitet, lange ehe der Prozentgehalt der Lösung durch Diffusion sich mehr oder weniger ausgeglichen hat.

Welche besonderen Umstände voraussichtlich zur Ausbildung der einen oder der anderen Form führen, das soll hier bei dem bloßen Analogiewert der Versuche nur ganz beiläufig erörtert werden. Geradegestrecktes Wachstum ergiebt sich, wenn die Röhrenwand bei überall gleicher Lagerung der sie zusammensetzenden Krystalle bei ihrem Vorwachsen allseitig eine gleich konzentrierte Chromsäure antrifft. Krümmungen entstehen, wenn eine Seite der Röhre rascher in die Länge wächst oder unter dem allgemeinen Binnendruck sich infolge geringerer Widerstandskraft stärker dehnt als die anderen; die rascher wachsende oder stärker gedehnte Seite der Röhre wird natürlich zur Konvexseite, die am geringsten wachsende oder sich am wenigsten dehnende Röhrenseite wird zur Konkavseite der Krümmung.

Ein einseitiges stärkeres Längenwachstum der Röhre kann entstehen: Erstens wenn die Lagerung der Wandkrystalle auf verschiedenen Seiten der Röhre eine verschiedene ist; das Längenwachstum wird um so größer sein, je mehr die Lagerung der Krystalle aus der gewöhnlichen Radiärrichtung in eine tangentiale übergeht. Wenn also auf einer Röhrenseite eine tangentiale Lagerung der Wandkrystalle vorkommt, auf der anderen nicht, so wird die Seite mit tangentialer Wandkrystallstellung zur Konvexseite der Krümmung, denn diese Seite muß dann selbstverständlich rascher in die Länge wachsen, weil die ankrystallisierenden Massen jetzt in der Richtung der Tangenten anschießen, d. h. die Länge der Röhre vergrößern nicht die Dicke derselben wie bei radiärer Stellung

(Fig. 104a). Zweitens: Wenn bei durchweg tangentialer Stellung der Wandkrystalle die eine Röhrenseite an eine stärkere Konzentration der Chromsäure anstößt als die andere, denn dann schießen auf der Seite der stärkeren Konzentration mehr Krystallmassen in tangentialer Richtung an. Es kann bei solcher Lagerung der Krystalle einfach schon dadurch zur Ausbildung von fast geschlossenen Spiralen kommen, daß die konkave Innenseite der Spiralröhre bei ihrem weiteren Wachstum stets nur mit solchen Chromsäuregegenden in Berührung kommt, die schon bei der Ausbildung der konvexen Außenseite des vorhergehenden Spiralumganges zersetzt und in ihrem Reichtum an Chromsäuremolekülen herabgemindert worden sind[1]), während die konvexe Außenseite stets nur mit vorher in geringerem Grade oder noch gar nicht aktiv gewesener Chromsäure zusammentrifft (Fig. 104b). Im allgemeinen wird sich bei tangentialer Krystallstellung die entstehende Röhre von besonders reichen Chromsäuregegenden wegwenden.

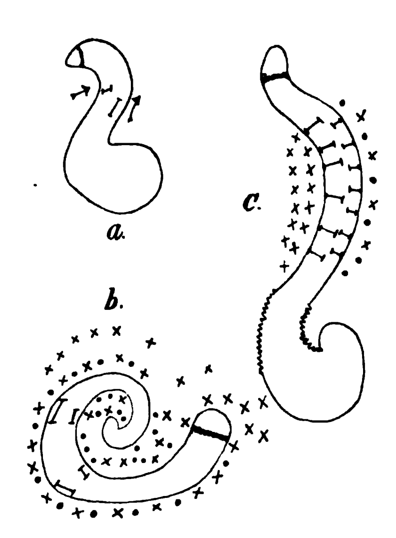


Fig. 104. Schemata, welche die verschiedenen Krümmungen der Quecksilberoxydulchromatgehäuse je nach Lagerung der Krystalle in der Wand und je nach dem Konzentrationsgrad der anstoßenden Chromsäure veranschaulichen sollen. Die Lage und Länge der Striche innerhalb der Exkrescenzen veranschaulichen diejenigen der Chromatkrystalle. Die Kreuzchen außerhalb der Exkrescenzen markieren die noch unzersetzten Chromsäuremoleküle; die zersetzten sind durch Punkte wiedergegeben. (Der Grad der Zersetzung der Chromsäure läßt sich in natura an dem mehr oder weniger Braun- bis Braunschwarzwerden der ursprünglich gelb bis hellrotgelben Chromsäure leicht erkennen.)

Eine Röhre wird sich auf einer Seite wegen geringerer Widerstandskraft unter dem Druck des eingeschlossenen Quecksilbers mehr dehnen als auf anderen Röhrenseiten. Erstens: Wieder, wenn die Krystalle auf der betreffenden Seite tangential, anderwärts aber radial gerichtet sind (Fig. 104a). Dieses Verhalten fällt mit der ersten Eventualität des vorigen Abschnittes zusammen, denn die Wandkrystalle drücken natürlich in tangentialer Lagerung weniger auf das unterliegende Quecksilber als in radiärer.

1) Die Einhüllung der entstehenden Gehäuse mit einer dunklen Trübung zeigt deutlich, daß die Zersetzungsprodukte (Chromoxyd?) sich nur äußerst langsam diffusionell verteilen.

Zweitens: Wenn bei durchweg „radiärer“ Stellung der Wandkrystalle (auch in der Röhre) die eine Röhrenseite an stärkere Chromsäurekonzentrationen anstößt als die anderen Seiten der Röhre. Dann muß nämlich der Radiärdruck der infolge der höheren Konzentration stärker wachsenden Wandkrystalle größer werden als auf der Seite der weniger konzentrierten Chromsäure (Fig. 104 c); die Röhre muß sich also bei radiärer Stellung der Wandkrystalle gegen die stärkere Konzentration hinkrümmen, da die Konzentration aber dadurch mehr und mehr herabgemindert wird, so wird sie bald diese Krümmung aufgeben und kann sogar in die entgegengesetzte umschlagen, meistens wird sie nach der ersten Krümmung einen geraden Verlauf annehmen (Fig. 104 c).

Weiter auf diese Vorgänge einzugehen, hat für uns keinen Wert, da in Betreff der geschilderten Anomogenitäten sich weitere Vergleichspunkte mit den Foraminiferen nicht gewinnen lassen. Uns interessiert nur, daß die Anomogenität überhaupt „da“ ist, — beruhe sie auf ungleicher Krystalllagerung oder ungleicher Konzentration im äußeren Medium (die außerdem auch der Oberflächenspannungserniedrigung auf dem Scheitel der Quecksilberkuppe eine bestimmte nach der größeren Konzentration gewendete Richtung anweisen muß) oder worauf sonst. — Mit ihrer Beihilfe baut eine „Flüssigkeit“, das Quecksilber nämlich, ganz ähnliche Gebilde wie die Sarkode der Foraminiferen. Es ist hiermit der Nachweis erbracht, daß die von uns nachgeahmten Foraminiferengehäuse wirklich als Bauwerke von Flüssigkeiten, die von Anomogenitäten dirigiert werden, erklärt werden „können“ [1]).

m) Das Bestreben der Quecksilberexkrescenzen, sich zu teilen.

Analogieschlüsse erhalten eine um so größere Wahrscheinlichkeit, je größer die Zahl der Analogien ist, welche in dem durch den Schluß zusammengestellten Erscheinungsreihen parallel laufen. Es ist daher nicht uninteressant, daß auch noch in anderer Beziehung die Quecksilberexkrescenzen Eigenschaften zeigen, die an mechanische Eigentümlichkeiten der lebenden Substanz anklingen. Viele von ihnen besitzen nämlich die unverkennbare Tendenz, sich zu teilen, und zwar tritt diese Tendenz besonders auf einer gewissen Größenstufe hervor, die bei den von uns gebrauchten Chromsäurekonzentrationen unge-

1) Nicht »erklärt werden „müssen“«, denn Analogieversuche sind nicht bindend, weil gleiche Endeffekte von ganz ungleichen Ursachen erzielt werden können.

fähr zwischen 2 und 3 mm Durchmesser der Tropfen liegen mag. Auch größere und kleinere Tropfen sind jedoch von diesen Teilungserscheinungen nicht ausgeschlossen, sie zeigen die betreffenden Erscheinungen aber weit seltener.

Während bei den seither betrachteten terminal wachsenden Exkrescenzen der Durchbruch des Quecksilbers an einer oder auch an mehreren Stellen erfolgte, von denen aus dann die wachsenden Röhren angesetzt wurden, platzt die Decke derjenigen Tropfen, die uns hier interessieren, in einem einheitlichen Riß rings um die Peripherie des Tropfens herum. Der Riß liegt meist horizontal oder vertikal, viel seltener schräg. Der Riß schafft nun der Chromsäure erleichterten Zugang zu dem Quecksilber und an den Rißrändern setzen sich naturgemäß jetzt reichlicher neue Wandkrystalle an als anderwärts. Die an den Rißrändern auftretenden Krystalle sind vorwiegend tangential gelagert und drücken daher ganz besonders ausgiebig die beiden Tropfenhälften, die durch den Riß oberflächlich geschieden worden sind, in entgegengesetzten Richtungen auseinander (Fig. 105), es entsteht so ein röhriger Verbindungsstrang zwischen den auseinandergerückten, wie kolbige Endverdickungen der Röhre erscheinenden Tropfenhälften. In der Mitte der Röhre sieht man häufig zwischen zwei schwarzbräunlichen Wachstumsstellen metallisches Quecksilber durchschimmern (Photo 5 der Tafel), hier muß also der Hauptwachstumspunkt der Exkrescenzen liegen, denn hier kommt die Chromsäure am ausgiebigsten mit dem Quecksilber in Berührung. Es begreift sich leicht, daß das so sein muß, denn die radiäre Wandverdickung in den Endkolben und die Verdickung der vorher erzeugten Abschnitte der Verbindungsröhre drücken das Quecksilber dahin, wo die Wand am dünnsten ist; das muß aber immer in der Mitte der Röhre sein, weil hier immer die jüngsten, noch nicht so dicken Röhrenteile liegen. Auf diese Weise wird die Röhre immer länger. Oftmals platzt die Röhre an der inter-

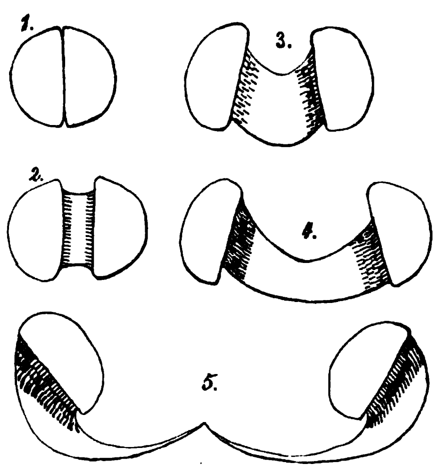


Fig. 105. Fünf aufeinanderfolgende Stadien der Selbstteilung einer Quecksilberexkrescenz. No. 5 zwei Tage später als No. 1. Vergr. 5/1.

kalaren Wachstumsstelle, namentlich dann, wenn die Endkolben sehr groß und infolgedessen sehr schwer sind, und es können sich ihr dann eine ganze Reihe dünner neuer Röhren aufsetzen, wie das z. B. bei dem Exemplar in Fig. 106 der Fall ist, wo die aus der Wachstumsstelle vorgetriebenen Röhren fast wie lobose Pseudopodien aussehen. In anderen Fällen krümmen sich die Verbindungsröhren in verschiedenster Weise, spiralisch oder anders, noch stärker als sonst, weil die schwereren Endkolben ihrem Transport zu große Reibung entgegensetzen, als daß sie von der in der Mitte sehr widerstandsschwachen Verbindungsröhre auseinandergedrückt werden könnten und darum sich der widerstandsschwächste Röhrenteil biegen muß, um den sich neu in die Röhrenwand einlagernden Krystallen den nötigen Raum zu gewähren.



Fig. 106. Eine in Teilung eingetretene Quecksilberexkrescenz hat an der mittleren Wachstumsstelle eine größere Anzahl von pseudopodienartigen Sekundärröhren hervorgepreßt. Vergr.: ca. 10/1.

Sind aber der Endkolben nicht entsprechend schwer, so krümmt sich der Verbindungsstrang gar nicht oder nur wenig und die Endkolben rücken immer weiter auseinander. Da nun die Exkrescenz immer mehr an unverändertem metallischen Quecksilber einbüßt, je länger sie in der Chromsäure liegt und auch die Reibung des in der Röhre nach der Wachstumsstelle fortgepreßten Quecksilbers mit der Länge und dem Dickenwachstum der Röhren immer mehr wächst, so wird in gleichen Zeitteilen immer weniger Quecksilber von den beiden Endkolben und den bereits vorhandenen Röhrenabschnitten aus nach der Wachstumsstelle in der Mitte der Röhre hingepreßt und die Röhre verschmälert sich nach der Mitte zu immer mehr, bis dann die beiden Röhrenteile mit ihren beiderseitigen Endkolben nur noch durch einen mikroskopisch dünnen Faden von einigen μ zusammenhängen. Die geringste Bewegung des Präparates genügt jetzt, sie ganz voneinander zu trennen. Ganz ohne äußere Beihilfe scheint die dünne Verbindungsstrecke nach meinen Beobachtungen allerdings nicht durchzureißen, offenbar weil der letzte dünne Verbindungsfaden leicht von der Chromsäure ganz durchdrungen und darum ganz in feste Substanz umgewandelt wird. Der Vorgang nähert sich aber, wie man sieht, um weniger als Haaresbreite einem

richtigen Teilungsvorgang; praktisch kann dieser sogar für durchgeführt gelten, da die geringste Bewegung im äußeren Medium genügt, die Hälften von einander vollkommen zu trennen; ein lebender Einwohner irgend welcher Art z. B. könnte ein solches eingeschnürtes Gehäuse nicht die geringste Strecke weit auf den Rauhigkeiten des Bodens transportieren, ohne daß es in seine beiden Hälften auseinanderginge.

Der geschilderte, einer Selbstteilung der Exkrescenzen sehr nahe kommende Vorgang ist weniger von speciellem Interesse für die Foraminiferen als allgemein interessant.

Speciell für die Foraminiferen könnte etwa folgendes zum Vergleich herangezogen werden.

1) Die zu den primitivsten Rhabdamminiden gehörende Lieberkühnia paludosa Cienk. teilt sich nach den Untersuchungen Cienkowsky's (76), indem sich die Mittelregion der schlauchförmigen Schale einschnürt und dadurch einen Verbindungsstrang zwischen den auseinandertretenden Schlauchhälften erzeugt, welcher schließlich durchreißt und von den Teilsprößlingen eingezogen wird. Als Vergleichspunkt kann hier die beiderseits, bei Lieberkühnia und den Exkrescenzen, notwendige Vergrößerung der Schalenwand angesehen werden, welche mit der Einschnürung und Herstellung des Verbindungsstranges aus mathematischen Gründen notwendig verbunden sein muß. Auch bei Lieberkühnia wird die Trennung der Teilhälften wohl nicht selbständig von dem Einschnürungsvorgange zu Ende geführt, sondern die definitive Trennung wird wohl durch den Zug der irgendwann einmal nach entgegengesetzten Seiten wandernden Tochtertiere herbeigeführt werden[1]).

1) Bei einem Trichosphaerium, das einer anderen Abteilung der Rhizopoden angehört und nicht von einer festen Schale, sondern von einer nachgiebig gallertigen Hülle umschlossen wird, habe ich die Auseinanderziehung der Gallerthülle durch die nach entgegengesetzten Seiten wandernden Teilsprößlinge direkt beobachtet. Die Gallerthülle ließ sich so schwer trennen, daß sich vor ihrer definitiven Durchtrennung zwischen den Teilhälften ein feiner zähflüssiger Faden auszog, der mehr als zweimal so lang war (252 μ) als der Durchmesser der ihn auseinanderziehenden Teiltiere, die der Sporontengeneration Schaudinn's (99) zugehörten und einen mittleren Durchmesser von 108 bezw. 120 μ besaßen.

Als ich einmal eins der Teiltiere eines ähnlichen Teilungstadiums derart durch mechanische Berührung mit einer feinen Glasnadel reizte, daß es von seiner Unterlage losließ, zog sich der Faden infolge seiner Oberflächenspannung wieder zusammen und zog das losgelassene Tier wieder bis zum anderen Tier heran. Ein Zeichen dafür, daß die Amöben mehr als nochmals ihr eigenes Körpergewicht ziehen mußten um den Verbindungsfaden auszuziehen.

Wie Bütschli (80, p. 136) schon hervorgehoben hat, „erfordert dieser Teilungsprozeß jedenfalls noch gewisse bis jetzt wenig aufgeklärte Vorgänge bei der Trennung der beiden durchschnürten Schalenhälften, sowie zur Vervollständigung des Schalenhäutchens an den durchschnürten Stellen“.

2) Auf dem Anfangsstadium des Auseinanderweichens der beiden Hälften erinnern die Exkrescenzen an das „intercalare Schalenwachstum“, das ich früher für Saccammina näher beschrieben habe (Rhumbler 94); die feste Hülldecke wird bei dieser Foraminifere zu gewissen Zeiten an gewissen Stellen aufgebrochen und unter Einschaltung von neuen Festigkeitsmaterialien ausgedehnt (vergl. loc. cit. Taf. 21, Fig. 14 a—c u. p. 458). Während aber der Vorgang bei Saccammina sehr bald nach dem Aufbrechen der Schale (das hier außerdem mit einer Aufweichung der Kittmasse verbunden sein wird) und der einmaligen Zwischenlagerung der gerade aufgespeicherten Bausteine sein Ende erreicht, nimmt er bei den Exkrescenzen so lange kein Ende, als noch flüssiges Quecksilber in dem Interkalarstück vorhanden ist und deshalb chemische Neuerzeugung von Schalensubstanz stattfinden muß, so daß die eingeschobenen Kalarstücke zu den beschriebenen langen Röhren werden, was bei der Saccammina wegen der quantitativen Beschränkung des zur Verfügung stehenden Baumaterials nicht geschehen kann.

Von allgemeinerem Interesse ist das Auseinandertreten der Hälften der Quecksilbertropfen für die Teilung auch anderer Zellen deshalb, weil es zeigt, welcher Effekt durch eine alleinige Vergrößerung einer festen Flüssigkeitshülle in Bezug auf die Teilung der eingeschlossenen Flüssigkeit erzielt werden kann [1]), doch führt dieses Interesse auf einen Pfad, der in dieser Arbeit nicht weiter verfolgt werden soll.

Noch auf eine besondere Eigentümlichkeit der Quecksilberexkrescenzen möchte ich hier aufmerksam machen, weil sie die Un-

1) Man vergl. z. B. die abgebildeten Teilungszustände der Quecksilbertropfen mit denjenigen der Blastomeren von Aegineta, die Maas (01) abgebildet hat. Ueber die Notwendigkeit der Beihilfe des Membranwachstums bei der Zellteilung cf. Rhumbler 97 (a). Diese Beihilfe ist bei verschiedenen Zellteilungen nicht immer gleich, bald stärker, bald schwächer. Sehr stark tritt sie beispielsweise bei den Teilungszuständen hervor, die Bütschli neuerdings von einer Nostocacee (02, Taf. 1, Fig. 1—3) abgebildet hat, während sie andererseits bei der Teilung der Seeigeleier zwar auch deutlich, aber nur in geringerem Maße vorhanden ist, wie Boveri (01 a, p. 644) kürzlich gezeigt hat.

abhängigkeit der Schalenbildung von der Einwirkung der Schwere (cf. p. 203), die wir für die weitaus größte Mehrzahl der Foraminiferen konstatiert haben, durchaus begreiflich erscheinen läßt, wenn auch die Erscheinung selbst sonst für die Foraminiferen weiter keine Vergleichspunkte darbietet; auch die Quecksilberexkrescenzen vermögen nämlich gegen die Wirkung der Schwerkraft anzukämpfen und ihr entgegen den günstigsten Chromsäurekonzentrationen nachzugehen.

n) Negativer Geotropismus der Quecksilberexkrescenzen.

Bei Anwendung einer stärkeren, d. h. mehr als 5-proz. Chromsäure, auf größere Quecksilbertropfen zeigen die Exkrescenzen einen deutlichen „negativen Geotropismus". Macht man nämlich die in die stärkere Chromsäure eingebetteten Quecksilbertropfen besonders groß, so wachsen die aus ihnen hervorkommenden Röhren alle nach oben, der Schwerkraft entgegen und machen erst mit dieser Richtung Halt, wenn sie an dem Oberflächenspiegel der Chromsäurelösung angekommen sind; sie wachsen dann an der Oberfläche lang oder sinken eine Strecke lang tiefer in die Chromsäure ein, um sich dann wieder emporzuheben u. s. f. Augenscheinlich wird dieses Verhalten durch chemische Veränderungen und Konzentrationsunterschiede im umgebenden Medium veranlaßt; die Röhre wächst offenbar in die ihrem Wachstum am günstigsten Schichten empor, da, wo die noch nicht aktiv gewesenen, an Chromsäure reicheren Schichten die Oberflächenspannung des Scheitels der Quecksilberkuppe am meisten erniedrigen. Solche größere Quecksilbertropfen (ca. 4—6 und mehr Millimeter) oder auch mehrere kleine, die miteinander verwachsen sind, sehen dann nach $1^1/_2$ Tagen aus, als ob sie mit rotem Moos bewachsen wären. Kleinere Tropfen, wie wir sie zur Nachahmung der Foraminiferen verwenden, sind zu leicht, um der aufsteigenden Röhre bei ihrem Wachstum den nötigen Halt auf der Unterlage zu gewähren, auch hier hebt sich zwar anfangs die Röhre nach oben, sie sinkt aber dann bald unter Drehung ihrer leichten kleineren Ausgangskammer in die Horizontale herab, um hier dann in der uns interessierenden Weise weiter zu wachsen.

Der genannte negative Geotropismus[1]), der offenbar auf posi-

1) Ich verwende diese Ausdrücke mit Willen und ohne Bedenken auch für unsere anorganischen Gebilde, weil sie weiter gar nichts aussagen, als daß etwas der Schwerkraft entgegen sich in die Höhe hebt oder einem Chemikum sich zuwendet. Irgendwelche Erklärung ist in diesen Bezeichnungen in keiner Weise enthalten, sie sind nur kategorisierende Umschreibungen.



tivem Chemotropismus des Quecksilbers nach der Chromsäure beruht, zeigt einmal, daß das Quecksilber mit einem ziemlich starken Druck aus der in Verdickung begriffenen Hülle hervorgedrückt wird (ich taxiere 2 cm Hg) und zweitens, was für uns wichtiger ist, daß die Gehäusebildung selbst bei einer so schweren Flüssigkeit wie das Quecksilber (spec. Gew. = 13,59) sich von der Wirkung der Schwerkraft in hohem Grade emanzipieren kann; wird ihr nur auf der Unterlage der nötige Halt gewährt, so wächst sie und treibt die schwere Quecksilbermasse in die Höhe, in einer Richtung, die der Schwerkraftwirkung gerade entgegengesetzt ist. Man findet es bei solcher Sachlage begreiflich, daß die viel leichtere, in ihrem specifischen Gewicht dem umgebenden Wasser nahe stehende Sarkode der Foraminiferen bei ihrem Gehäusebau, von vereinzelten eventuellen Ausnahmen abgesehen (cf. p. 204), überhaupt keine Beeinflussung durch die Schwerkraft erkennen läßt.

o) Frühere Versuche anderer Autoren.

Schon früher hat Dreyer in seiner bekannten Arbeit (92) über Gerüstbildungen die Foraminiferenschalen einer mechanischen Analyse zu unterwerfen gesucht. Die Flüssigkeitsmechanik der Kammerbildung ist ihm aber verborgen geblieben, so hübsch seine Behandlung einiger Detailfragen der Schalenbildung bei den Foraminiferen auch ausgefallen ist. Es liegt das zum Teil wohl daran, daß Dreyer sein Hauptinteresse in der betreffenden Arbeit den Radiolarien, also einer anderen Klasse der Rhizopoden zugewendet hatte, für deren inneres Stützgerüst er dann auch die Mechanik offenbar richtig mit Flüssigkeitsspannungen nach dem Minimalflächengesetz entwickelte.

Auch in seiner späteren eingehenden Peneroplis-Monographie (98) ist Dreyer in Bezug auf die den Bau der Foraminiferenschale bestimmenden physikalischen Faktoren nicht weiter gekommen und er hebt ausdrücklich hervor (98, p. 110): „eine solche (d. h. physikalische, auf die Blasenspannung wie bei den Radiolarien gegründete. Ref.) Einsicht eröffnete sich uns in der Plastik der Thalamophorenschale bei Peneroplis und Verwandten nicht“. Zu damaliger Zeit war eben weder die Spannungsanomogenität (Roux) der lebenden Zelloberfläche genauer präcisiert, noch war die Konstanz homologer Randwinkel bei der Kammerbildung bekannt; es fehlte also noch die Kenntnis der wesentlichsten Faktoren, ohne welche eine mechanische Erklärung der Formgestalten nicht gegeben werden konnte.

Die Konstanz der Randwinkel hat bislang keine Beachtung gefunden; obschon v. Möller schon einmal bestimmte Winkel gewisser Foraminiferenschalen zur genaueren Speciestrennung herangezogen hat. Die v. Möller'schen Winkel haben mit den in vorliegender Arbeit behandelten Randwinkeln nichts zu thun, und ihre Gleichheit und Ungleichheit läßt sich auch direkt nicht aus rein physikalischen Faktoren ableiten.

v. Möller suchte das Lagerungsverhältnis der beiderseitigen Kammern zweireihiger, dem Textularidentypus zugehörigen Schalen dadurch zu bestimmen, daß er die Winkel angab, unter welchen sich diejenigen Tangenten schnitten, die er an die Wand der voraufgehenden Kammer in der Aufsatzstelle der neuen Wand errichtete. Er erhielt so die in Fig. 107 mit den (nicht eingeklammerten) Zahlen 1—5 und außerdem an ihrem Scheitel schwarz gefüllten Winkel, die in keinerlei direkter Beziehung zu den von mir nachträglich eingezeichneten Randwinkeln *R* (in den durch eingeklammerte Zahlen kenntlich gemachten succedierenden Kammern) stehen. v. Möller hat mit seinen Tangenten nur den einen Schenkel der Randwinkel gefaßt, dem anderen Schenkel (jeweils bei *R*) aber keine Beachtung geschenkt, und er hat darum auch die Gleichheit der Randwinkel nicht erkannt, obgleich sie sich auch aus seinen Figuren, wie Fig. 107 geschehen, meistens deutlich abnehmen läßt.

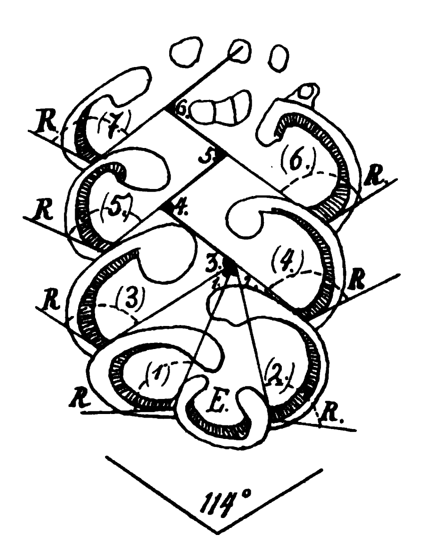


Fig. 107. Mittlerer Längsschliff durch Cribrostomum patulum Br. mit Einzeichnung der v. Möller'schen Zickzackwinkel 1—6 (mit schwarzen Scheiteln) und der von mir untersuchten Randwinkel *R* (= 114°). *E* Embryonalkammer. Die eingeklammerten Zahlen bedeuten die Ordnungsnummer der Kammern. Die gestrichelten Innenwände sind durch sekundäre Schalensubstanzabscheidung entstanden. Vergr.: 36/1. (Ergänzt nach v. Möller 80, p. 58, Fig. 21.)

Bei dem abgebildeten Cribrostomum beträgt der eigentliche Randwinkel ca. 114°, während die v. Möller'schen Winkel je nach Größe und Lage der verschiedenen Kammern verschiedene Werte annehmen und nur dann annähernd einander gleich sind, wenn dies gleichzeitig auch mit der Kammer-

größe der Fall ist, und wenn die Ansatzflächen der Wände auf gleichen Krümmungsstellen der vorausgehenden Kammer stehen [1]).

Nach Beendigung meiner Versuche mit Quecksilber gingen mir durch die Güte des Verfassers die neuesten, auch für die Biologen in anderen Beziehungen höchst beachtenswerten Untersuchungen von Quincke (02) zu, welche zeigen, daß sich ähnliche Gebilde wie die beschriebenen Quecksilberexkrescenzen trotz der vorher (p. 267) von mir ausgesprochenen Bedenken auch mit anderen Niederschlagsmembranen hätten erzielen lassen; die von Quincke behandelten Metallsalzvegetationen haben die größte Aehnlichkeit mit den von mir unter Anwendung des flüssigen Hg-Metalles selbst erzeugten Gebilden [2]), ja einige der segmentierten Vegetationen überbieten die von mir erzielten dadurch, daß sie eine echte Kammerung zeigen, bei der sich die Gleichheit der Randwinkel, die Quincke an vielen

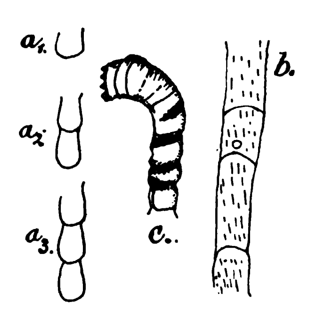


Fig. 108. Gekammerte Ausläufer von Metallsalzvegetationen nach Quincke. a_1—a_3 aufeinanderfolgende Stadien eines segmentierten Schlauches von Ferrocyankupfer. (Angaben über Herstellung bei Quincke.) *b* u. *c* Segmentierte Schläuche einer aus Einlegung eines Eisenvitriolkrystalles in Wasserglaslösung (1,117 spec. Gew.) entstandenen Vegetation. Größe 0,02—0,08 mm. (Nach Quincke 02, p. 649, Fig. a—d u. p. 665, Fig. c u. h.

Stellen hervorhebt, fast allenthalben deutlich erkennen läßt. Da es sich hierbei aber um einheitliche Flüssigkeiten handelt, sind die Randwinkel natürlich durchweg gleich; die Gleichheit beschränkt sich nicht, wie bei den meisten Polythalamien, ausschließlich auf homologe Randwinkel, daher kommt es, daß die Quincke'schen Formen nur

1) In methodologischer Beziehung bemerke ich, daß ich nicht etwa durch die v. Möller'schen Winkelbezeichnungen, die mir erst viel später zur Kenntnis gekommen sind, zur Beachtung der Randwinkel geführt worden bin, sondern durch den einfachen Schluß, daß diese Winkel gleich sein müssen, wenn die Sarkode bei dem Kammerbau sich wie eine Flüssigkeit verhält. Ich habe also von physikalischen Gesetzen aus, wie früher schon bei Erklärung der Nahrungsaufnahme, der Defäkation der Amöben etc. (Rhumbler 98b) auf Eigentümlichkeiten der organischen Produkte a priori geschlossen und dann den Schluß de facto bestätigt gefunden; gewiß ein Zeichen dafür, daß die Physik auch für die lebende Substanz gilt.

2) Die Quecksilberchromatgehäuse bilden sich viel langsamer und scheinen mir in ihren Formen bestimmter und eleganter, soweit sich nach Quincke's einfachen Skizzen urteilen läßt.

in den Gestaltungskreis gerade gestreckter Nodosarien (cf. Fig. 108 mit Figg. 35—37; 53b und 55) hinüberreichen; sie haben dadurch aber die zwischen monothalamen und polythalamen Foraminiferen bestehende Grenze überschritten und die Möglichkeit einer experimentellen Nachahmung auch der Kammerung (auf Grund der Oberflächenspannungsgesetze) mit konstanten Randwinkeln erwiesen. Die Nachahmung der übrigen Polythalamien mit bloß homologer Randwinkelgleichheit scheitert bis jetzt daran, daß man noch keine Flüssigkeit bezw. noch keinen flüssigen Schaum mit anomogener Oberflächenspannung komponieren kann; hier werden noch weitere Vergleichsexperimente gemacht werden können.

p) Resultate des 8. Kapitels.

Aus den Aufstellungen dieses Kapitels wird mit unzweideutiger Gewißheit hervorgehen, daß erstens: die polythalamen Foraminiferenschalen man kann wohl sagen mit nahezu mathematischer Genauigkeit alle diejenigen Merkmale besitzen, die von ihnen a priori zu erwarten sind, wenn die schalenbauende Sarkode eine Flüssigkeit und als solche den Kapillaritätsgesetzen unterworfen ist, denn a) die einzelnen Kammerwände setzen sich unter einem für das Individuum und die Art konstanten Randwinkel an die vorausgehende Kammerwand an, sie zeigen also, daß der Sarkodeteil, der die Wand zur Abscheidung gebracht hat, dem zweiten Kapillaritätsgesetz gerecht geworden ist. Ich halte das Gleichbleiben der Randwinkel bei ein und derselben Schale, das von allen Schaleneigentümlichkeiten diejenige ist, welche am konstantesten ist und weder durch monströse Schalenbildungen noch durch sonstige Störungen alteriert wird, für das allerbeste Argument, welches für den flüssigen Zustand der Sarkode der Foraminiferen beigebracht werden kann. Minimalflächen könnten auch durch elastische, gespannte, feste Hautsysteme erzeugt werden oder sie könnten, sinnbildlich gesprochen, durch die allgemeine Sparsamkeit der Natur erklärt werden, die nicht mehr Substanz verbraucht, als zur Erreichung eines bestimmten Zieles, also hier zur Herstellung der Schalenwände, unbedingt nötig ist, die Bienen bauen ihre Waben ja auch mit minimalem Stoffverbrauch, aber zu welchem Zwecke und mit welchen Mitteln soll die Konstanz der Randwinkel sich hervorgebildet haben, wenn man ihre Ableitung vom flüssigen Zustand einmal negieren wollte. Von Anbeginn an feste, also nicht von einem flüssigen Substrat hervorgebildete Wände können sich schneiden, wie sie wollen, es giebt für sie kein Gesetz, das sie an bestimmte Rand-

winkel bände, und wenn Substanzersparnisse mit der Einhaltung bestimmter Winkel erzielt würden, dann müßten voraussichtlich alle Foraminiferen denselben Randwinkel aufweisen, nämlich denjenigen, der die größte Substanzersparnis für die Herstellung der Wand bedeutet, also einen Winkel von 120°. Die meisten Foraminiferen besitzen aber einen kleineren oder größeren Randwinkel und diese sind nicht einmal für nächstverwandte Species ähnlich, sondern nur „für ein und dieselbe“ Species konstant. Diese Widersprüche fallen fort, und alles erklärt sich in einfacher Weise dadurch, daß die kammerbauende Sarkode einen flüssigen Aggregatzustand besitzt. Da die Konstanz der Randwinkel sich jedoch nicht auf alle Winkel der Wände kurzweg erstreckt, sondern auf homologe Winkel homologer Wandansätze beschränkt bleibt, so kann die Sarkode keine einfache Flüssigkeit sein, sondern sie muß ein Flüssigkeitsgemenge mit anomogener Oberflächenspannung darstellen.

b) Mit dem flüssigen Zustand der Foraminiferensarkode harmoniert denn auch die Thatsache, daß die Kammerwände sich zwar nicht als absolute, so aber doch als „relative Minimalflächen“ im Sinne Driesch's mit vollkommener Sicherheit nachweisen lassen. Absolute Minimalflächen, d. h. Minimalflächen im mathematischen Sinne, sind ausgeschlossen, weil die Sarkode keine homogene, sondern eine anomogene Flüssigkeit ist, deren Oberflächenspannung nach unserer früheren Feststellung anomogen in Roux's Sinne sein muß und mathematische Minimalflächen homogene Spannungen zur Voraussetzung haben. Daß „relative“ Minimalflächen in den Schalenwänden vorliegen, läßt sich dadurch feststellen, daß sich jede Schalenwand als die Oberflächenschicht einer Flüssigkeit darstellen läßt, die von der Schalenmündung aus über die (ihr von den früheren Schalenwänden dargebotenen) „Flußflächen“ stets mit denkbar geringem Oberflächenverbrauch vorgeflossen ist. Die kammerbildende Sarkode schiebt ihre Randwinkel stets auf den Flußflächen vor, auf denen sie sich mit dem denkbar geringsten Oberflächenverbrauch bewegen lassen, ganz einerlei, welche Gestalt die vorfliessende Flüssigkeit infolge ihrer anomogenen Spannung an sich besitzt. Die Verkettung der relativen Minimalflächen mit der Konstanz der Randwinkel ist daher zugleich ein Beweis für die Realität der seither blos hypothetisch angenommenen relativen Minimalflächen.

Zweitens auch die monothalamen Foraminiferen, die mit dem Fehlen einer Kammerbildung auch keine leicht zugängigen Randwinkel zur Erkennung des flüssigen Zustandes der die Schale bauenden Leibessarkode darbieten und deshalb eine direkte Beweis-

führung nicht ohne weiteres zulassen, lassen wenigstens durch Analogieversuche auf den flüssigen Aggregatzustand ihrer Körpersarkode schließen.

Wenn man Quecksilbertropfen mit Chromsäure übergießt, so überdecken sich die Tropfen mit einer festen Hülldecke (der Hauptsache nach von Quecksilberoxydulchromat), unter deren Druck die Tropfen ihre ursprüngliche Gestalt verlassen, und nehmen nun alle wesentlichen Formen der monothalamen Foraminiferenschalen an, die von der festwerdenden Hülldecke somit oft mit größter Treue kopiert werden.

Die Vergleichspunkte zwischen Foraminiferen und den genannten Quecksilberexkrescenzen beschränken sich darauf, daß hier wie dort eine Flüssigkeit sich mit einer festen Hülldecke umkleidet, daß diese Hülldecke stets an irgend einer Stelle von der Flüssigkeit durchbrochen wird, daß der durch die Hülldecke durchgebrochene Flüssigkeitsanteil sich aufs neue mit einer Hülldecke überzieht, so daß der früher kugeligen Anfangskammer eine Röhre anwächst, und schließlich, daß die auf diese Weise neu angesetzten Teile der Tropfendecke unter dem Einfluß anomogener Spannungen der Flüssigkeitsoberflächen (des Quecksilbers, bezw. der Sarkode) sehr verschiedene Formen annehmen können, indem sie entweder geradegestreckt bleiben, oder sich unregelmäßig einkrümmen, oder sich in regelmäßigen Spiralen aufwinden, was gelegentlich beiderseits und in jedem Falle mit einer Verzweigung oder mit einer mehr oder weniger ausgesprochenen Segmentierung, welche bei den Foraminiferen die phylogenetische Vorläuferin echter Kammerung ist, verbunden sein kann, oder ohne solche Besonderheiten geschieht. Während aber bei dem Quecksilberexperiment ganz ohne Frage die Anomogenitäten der Spannungen, welche an der verschiedenen Gestaltungsform der Exkrescenzen schuld sind, aus dem äußeren Medium (aus der sich bei dem Experiment zersetzenden Chromsäure nämlich) herstammen, während im Inneren des noch nicht umgesetzten Quecksilbers als einer einheitlichen Flüssigkeit keine anomogenen Spannungen möglich sind (p. 380), können bei den Foraminiferen nur in dem Inneren sich abspielende Anomogenitäten in Frage kommen, da sich das äußere Meerwasser, das die Tierchen bei dem Baugeschäft ebenso wie sonst umgiebt, kaum in ausreichender Weise verändern wird, und außerdem die innere Spannungsanomogenität für die nahverwandten polythalamen Formen aus der Beschränkung der Konstanz der Randwinkel auf „homologe“ Randwinkel zu einem mechanischen Postulat wird. Somit ist auch für die monothalamen Formen die hier notwendig

anzunehmende Anomogenität der Innenspannung ganz außer Zweifel gesetzt.

Für das mechanische Endresultat der Spannungsanomogenitäten ist es natürlich ganz gleichgiltig, woher diese Anomogenitäten stammen, ob von außen her wie beim Quecksilber oder von innen her wie bei den Foraminiferen, wenn die Anomogenitäten überhaupt nur da sind. Bewiesen durch die künstlichen Nachahmungen ist, daß eine Flüssigkeit, die an ihrer Oberfläche auf irgend welcher Weise eine feste Decke abscheidet, unter dem Einfluß anomogener Spannungen, die auf ihre Oberfläche einwirken, die diskutierten Gestaltungsformen, die uns bei den Foraminiferen entgegentreten, hervorbringen kann.

Das ganze Formengewirr der Foraminiferenschalen läßt sich als das direkte oder indirekte (Sandschalen) Abscheidungsprodukt einer zwar im Inneren nicht einheitlichen, sondern im Inneren anomogen komponierten und anomogen gespannten Flüssigkeit darstellen, deren Anomogenität bei den verschiedenen Formen eine verschiedene, bei den Individuen ein und derselben Species aber eine gleiche oder doch wenigstens sehr ähnliche ist.

Mit der physikalischen Erklärung der Konstruktion der Foraminiferenschale ist dann zugleich die Erklärungsmöglichkeit für alle im Bereich der Rhizopoden auftretenden Gerüstbildungen dargethan.

Früher hat schon Dreyer in seiner vorhin genannten vorzüglichen, aber seither nur wenig berücksichtigten Arbeit: Ueber Gerüstbildungen (Dreyer 92) die physikalischen Bedingungen für die Entstehung der Radiolarienskelette so klar dargelegt, daß auch ihre gleichfalls auf die für Flüssigkeiten geltenden Spannungsgesetze basierte Erklärungsmöglichkeit als unbedingt erwiesen angesehen werden muß; die einfacheren Testaceenschalen habe ich nicht bloß physikalisch zu analysieren, sondern bekanntlich auch in täuschender Aehnlichkeit künstlich nachzuahmen vermocht.

Wo sich aber so viele „auf dieselben Gesetze gegründete“ Erklärungsmöglichkeiten für verschiedene Organismen derselben Gruppe miteinander vertragen, da wird man doch allmählich auch bei sehr ausgebildeter Skepsis — soweit sich diese nicht wie so häufig bloß auf Unkenntnis des Sachverhaltes stützt — diese Möglichkeiten für Gewißheiten nehmen dürfen.

Für unsere speziellen Zwecke entnehmen wir, daß der Plan der Foraminiferenschale bis in die letzte Instanz hinein unbedingt für einen „flüssigen Zustand“ des „Protoplasmas“ dieser Tiere spricht;

denn die Schalen genügen sämtlichen Forderungen, die von den Flüssigkeitsgesetzen aus unter Berücksichtigung der anomogenen Alveolarstruktur an sie gestellt werden müssen; während die Annahme eines festen Zustandes von A bis Z alles an der Foraminiferenschale unerklärt ließe.

9. Die von dem 2. Kapillaritätsgesetz abgeleiteten Ausbreitungserscheinungen (einer Flüssigkeit mit niederer Oberflächenspannung über einer solchen mit größerer Spannung) und die lebende Zellleibmasse.

Da Wasser gegen Luft eine viel größere Oberflächenspannung als andere Flüssigkeiten (Salzlösungen ausgenommen) besitzt, so breiten sich die anderen Flüssigkeiten[1]) auf reinem Wasser (d. h. also auf der gewöhnlichen Wasseroberfläche, sofern sie nicht verunreinigt ist) mehr oder weniger energisch aus[2]). Bringt man z. B. einen Oeltropfen auf eine reine Wasseroberfläche, so wird er sofort zu einem dünnen Häutchen ausgezogen, ebenso würden sich auch wässerige Lösungen von Kolloiden, Seifen und einfache Flüssigkeiten verhalten, sofern sie nicht durch allzu großes specifisches Gewicht rascher in das Wasser hinabsinken, als sie sich ausbreiten können. Alkohol breitet sich z. B. mit großer Vehemenz auf der Wasseroberfläche aus. Während jedoch das mit Wasser nicht mischbare Oel als außerordentlich dünnes und daher irisierendes Häutchen auf der Wasseroberfläche sichtbar bleibt, besitzt das auf der Wasseroberfläche ausgebreitete Alkoholhäutchen keine merkliche Dauer, da sich der ausgebreitete Alkohol alsbald mit dem unterstehenden Wasser mischt.

Folgerung für das Protoplasma: Da der Zellleib ohne Frage keine Salzlösung, sondern nach all unserem Wissen ein stark mit Wasser durchsetztes Kolloid darstellt und wässerige Kolloidlösungen nach den Untersuchungen von Quincke durchweg ebenso wie einfache Flüssigkeiten gegen Luft eine geringere Oberflächenspannung als Wasser zu besitzen scheinen[3]), so ist ohne weiteres zu erwarten,

1) Vgl. E. Riecke, „Lehrbuch der Experimentalphysik", Leipzig 1896, Bd. 1, p. 198.

2) Ist die Wasseroberfläche nicht rein, so findet keine Ausbreitung statt. Cf. Wüllner, „Lehrbuch der Experimentalphysik", 5. Auflage, 1895, p. 427, 430 u. ff.

3) Quincke (Annal. Phys. u. Chemie Neue Folge, V. 35, 1888, p. 582), der die Oberflächenspannung Wasser — Luft zu 8,253 mg fand, giebt dieselbe Spannung an, für: Arab. Gummi (20 Proz.) = 7,603 mg; Hausenblase sehr verdünnt (spec. Gew. = 1) 6,790 mg; Gelatine sehr

daß sich die lebende Zellmasse auf einem reinen Wasserspiegel, mit dem sie in Berührung gebracht wird, ausbreiten und je nach ihrer Löslichkeit, bezw. Mischbarkeit oder je nach ihrer Unlöslichkeit und Unmischbarkeit im Wasser mehr oder weniger unter Lösung im Wasser dem Auge entschwinden oder aber als dünnes Häutchen auch fernerhin sichtbar bleiben wird, vorausgesetzt, daß das specifische Gewicht nicht die Zellleibmasse von der Wasseroberfläche in die Tiefe zieht.

Die lebende Zelloberfläche kann sich natürlich dann vor den Ausbreitungskräften an der Wasseroberfläche retten, wenn sie von einer festen Membran umgeben ist, — das geschieht ohne Frage bei den meisten differenzierten Gewebezellen, die mit Zellmembranen ausgestattet sind. Daß sich die Zelloberfläche durch einen Ueberzug mit Salzlösung[1]) vor der physikalisch postulierten Ausbreitung schützen kann, ist für ein Gebiet wenigstens auszuschließen, nämlich die betreffende Salzlösung dürfte auf keinen Fall eine wässerige sein, weil sich sonst das Salz im umgebenden Wasser diffusionell zerstreuen müßte und sich in der schützenden Oberflächenschicht nicht halten könnte. Wie sich gelöste Substanzen in anderen Lösungsmitteln in Betreff der Größe ihrer Oberflächenspannung gegen Luft verhalten, ist meines Wissens physikalisch noch nicht bekannt, und es hat deshalb auch keinen Wert, eine solche Eventualität zu diskutieren.

a) Amphibien-Blastomeren.

Bringt man isolierte lebende Furchungszellen oder Aggregate derselben von einer seiner Gallerthülle beraubten und künstlich zerteilten Amphibien-Blastula oder Gastrula (ich experimentierte zuerst mit Eiern von Rana fusca und später mit denen von Triton taeniatus) mit Hilfe eines Spatels oder einer Pipette mit einer

---

verdünnt (spec. Gew. = 1) 7,277; Agar-Agar sehr verdünnt (spec. Gew. = 1) = 7,842 mm; Hühnereiweiß vom spec. Gew. 1,0365 = 5,934, solches vom spec. Gew. 1,0384 = 4,913 — 5,370 mg.

1) Die Abhandlung von Whatmough (Zeitschr. physik. Chemie, V. 39, 1901) entnehme ich folgende Formel für die Kapillaritätskonstante je einer wässerigen Lösung: $\gamma = 7{,}557 + ky$; worin 7,557 die Kapillaritätskonstante des Wassers (18°); k = eine Konstante, die von der Art der gelösten Substanz abhängig ist; y = Zahl der Salzäquivalente auf 100 H_2O bedeutet. Die Konstante k ist beispielsweise für Chloride = 0,1857; für Sulfate = 0,1585; für Nitrate = 0,1535. Infolge dieser Formel steigert sich z. B. die Kapillaritätskonstante einer 4fachen Normallösung eines Chlorides derjenigen des Wassers gegenüber von 7,557 auf 8,290 (letzteres berechnet aus $\gamma = 7{,}557 + 0{,}1857 \cdot 4$).

Wasseroberfläche in Berührung, so werden diese Furchungszellen augenblicklich mit großer Vehemenz, wie das Mikroskop zeigt, auseinander gerissen und die Blastomerensubstanz breitet sich als feinstes Häutchen auf der Wasseroberfläche aus (Fig. 109).

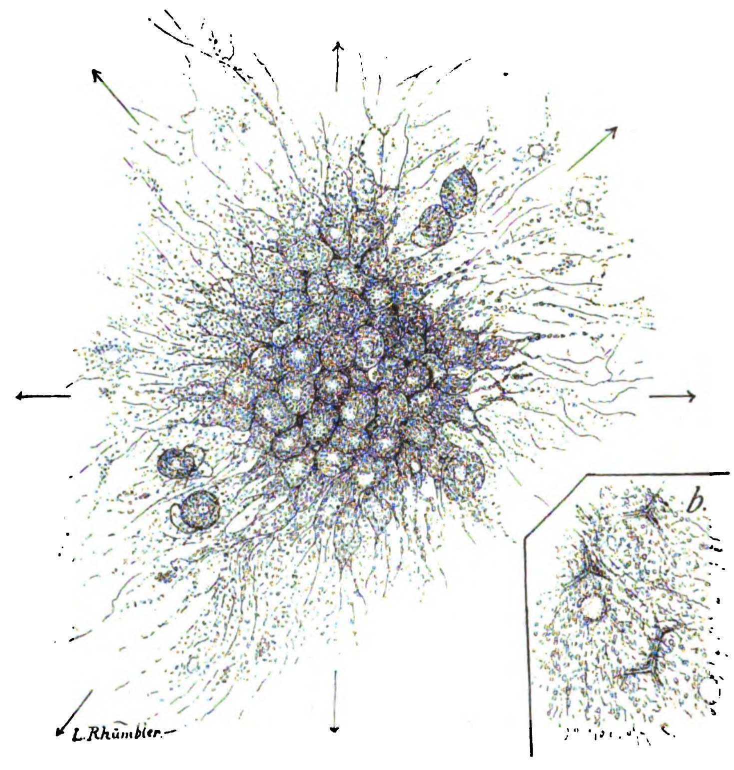


Fig. 109. Ein mit der Oberfläche des Wasserspiegels in Berührung gebrachtes Blastomerenaggregat von Rana fusca wird unter Ausbreitung auf der Wasseroberfläche auseinandergezogen. Die Pfeile geben die Ausbreitungsrichtung an. Bei b ist ein Teil der auf der Wasserfläche ausgebreiteten Substanz unter stärkerer Vergrößerung dargestellt, man sieht die Kerne und einzelne Zellkanten in der zerrissenen Masse schwimmen. Vergr.: a ca. 50/1, b ca. 150/1.

In dem ausgebreiteten Häutchen lassen sich stärkere Züge geronnener Substanzen, die von dem Ausbreitungscentrum unregelmäßig ausstrahlen und außerdem Dotterkörperchen und blaß schimmernde Zellkerne, zuweilen auch noch Reste der Zellabgrenzungen mit typischen Winkeln in allwärtiger Verbreitung erkennen. Das Häutchen erhält dann durch teilweise Lösung der Substanzen, die mit plötzlichen Rucken verbunden ist, Lücken und zerreißt auch an sich oft schon durch die heftigen Ansbreitungsströmungen selbst zu einem regellosen

Maschenwerk, das noch lange unter dem Mikroskop sichtbar bleibt. Dem unbewaffneten Auge, dem das feine Häutchen nicht sichtbar oder doch nur andeutungsweise erkennbar ist, macht der ganze Ausbreitungsvorgang einen höchst merkwürdigen Eindruck, man sieht das Blastomerenaggregat mit großer Schnelligkeit sozusagen in nichts verschwinden.

Eine schnellere Beförderung vom Leben zum Tode läßt sich kaum ausdenken. Während die Blastomeren sonst äußerst zählebig sind und selbst grobe Insulte, wie gegenseitige Auseinandertrennung, ohne Schaden vertragen, zerstieben sie hier machtlos durch die bloße Oberflächenspannung der Wasseroberfläche.

Hat man ein größeres Aggregat von Furchungszellen dem Zerstörungswerk der Wasseroberfläche preisgegeben, so gebraucht der Vorgang längere Zeit, er setzt sich aber auch dann bis zu Ende fort, solange nur das Aggregat nicht durch zufällige Einwirkungen oder durch seine Schwere unter die Wasseroberfläche hinabsinkt, denn dann ist es vor weiterer Zerstörung natürlich sofort gerettet. Sonst aber sieht man, wie die unteren Schichten des Aggregats, die in das Wasser eintauchen, durch die Ausbreitungsströmung an die Oberfläche gerissen und hier dann ebenso ausgebreitet werden wie diejenigen Anteile des Aggregates, die als oberste Schichten zuerst der Berührungsfläche Wasser-Luft zum Opfer fielen. Man kann dann gut verfolgen, wie im Umkreis des länger sichtbar bleibenden größeren Zellhaufens die lebende Masse gewaltsam abschmilzt.

Bedingung für den Versuch ist natürlich, daß die obersten Blastomeren auch wirklich an die Luft angrenzen; daß das geschieht, läßt sich an dem Klebenbleiben des Zellaggregats an der Oberfläche erkennen, anderenfalls sinkt es bald unter. Jedes Zellkonsortium, das an der Oberfläche kleben bleibt, wird auch von ihr zerrissen.

Die Zerreißung und Ausbreitung erfolgt, wie ich nach Augenschein urteilen muß, um so rascher, je jünger die Stadien sind. Zellen der Blastula und Morula werden außerordentlich rasch von der Wasseroberfläche zerrissen, auch bei Embryonen, die bereits die Medullarfalten zur Ausbildung gebracht hatten, verliefen die Ausbreitungen noch so rasch, daß ich ihre Geschwindigkeit unter dem Mikroskop nicht messen konnte.

Larven, die aus dem Ei geschlüpft sind, zerschellen nicht mehr an der Oberfläche. Soweit sie bei der Uebertragung nicht verwundet worden sind, findet keinerlei Substanzverlust statt, selbst wenn man sie längere Zeit an der Wasseroberfläche kleben läßt. Selbst das zarte Wimperepithel, das die ausgeschlüpfte Larve strecken-

weise umkleidet, scheint bei dem Kontakt mit der Oberfläche nicht zu leiden, wenigstens sah ich die Wimpern der Larven noch schlagen, nachdem ich die Larven aus der Oberflächenschicht in die Tiefe gebracht hatte. Weder diese Wimpern, noch die Zellen der äußeren Körperschicht der Larven können also auf diesem Stadium noch als flüssig angesprochen werden.

Eine verwundete, vor dem Ausschlüpfcn stehende Larve, die der Wasseroberfläche anklebt, stößt Ströme von Flüssigkeiten, Dotter und dottergefüllte Zellen von 24—27 μ Durchmesser aus der Wunde aus, die sich an der Oberfläche verteilen. Die ausgeschwemmten Zellen werden dann an ihren Rändern undeutlich und breiten ihre Substanz allmählich, aber lange nicht so heftig wie junge Furchungszellen auf der Wasseroberfläche aus. Die Oberfläche der letztgenannten, aus dem Inneren stammenden Zellen muß also noch bis zu einem gewissen Grade flüssig, wenn schon vielleicht sehr zähflüssig sein, während die Zellen des Körperepithels zum mindesten eine festere Grenzschicht, bezw. eine Membran besitzen müssen, welche sie der verhängnisvollen Einwirkung der Wasseroberfläche entzieht.

Der Unterschied im diesbezüglichen Verhalten frühembryonaler Zellen und der späteren Zellen der Larven wird wohl zweifellos dadurch zu erklären sein, daß die Zellen im allmählichen Verlauf der Entwickelung mit immer fester werdenden Grenzschichten, bezw. mit Membranen ausgestattet werden. Daß bei den Kolloiden der Uebergang von Flüssig zu Fest ein durchaus kontinuierlicher sein kann, wissen wir bereits, und wir wollten die durch die Uebergänglichkeit erschwerte Unterscheidung von „Flüssig“ und „Fest“ so stellen, daß wir einen Punkt genau angeben, wo rein konventionell das „Flüssig“ aufhören und das „Fest“ beginnen sollte. Wir stehen hier offenbar an einem solchen Punkte, sobald sich die Embryonalzellen nicht mehr auf der reinen Wasseroberfläche [1]) wie die frühen Furchungszellen ausbreiten, wird ihre Oberflächenschicht nicht mehr flüssig sein, sie muß von da ab nach unserer Definition als „fest“ bezeichnet werden.

Für den Fall, daß die feste Zellmembran sehr dünn und etwa, wie sehr wahrscheinlich, von einer noch flüssigen Kittmasse umkleidet ist, würde die angewendete physikalische Reaktion die wirkliche Grenze des

1) Als „reine“ Wasseroberfläche ist nicht etwa die Oberfläche „destillierten“ Wassers gemeint; die Salze, die in gewöhnlichem Brunnenwasser gelöst zu sein pflegen, werden nach Fußnote 1 auf p. 303 die Ausbreitung nur fördern, dagegen dürfen keine Staub- oder Schmutzpartikelchen die Ausbreitung hemmen.



Flüssigen für die Blastomeren nicht genau angeben, sondern sie etwas nach dem „Festen“ hin verschieben, weil dann nämlich die Ausbreitungsgewalt der flüssigen Kittschicht die sehr feine Zellenmembran zerreißen und die Anwesenheit der Membran verdecken könnte, denn aus der gewaltsam zerrissenen wegen ihrer Dünnheit schwer sichtbaren Membran würde der unterliegende flüssige Zellinhalt gerade so ausströmen und sich auf der Wasseroberfläche ausbreiten, als wenn diese feine Membran überhaupt nicht dagewesen wäre [1]). Daß diese Grenzverschiebung keine sehr beträchtliche sein wird, ist wegen der dann allein zulässigen Dünne einer solchen Membran anzunehmen; auf alle Fälle steht aber fest, daß die Zelloberflächenschichten der „auskriechenden“ Larve, namentlich auf der am meisten gefährdeten äußeren Körperoberfläche, bereits so fest sind, daß sie auch von der Ausbreitung einer eventuell vorhandenen flüssigen Kittmasse nicht mehr zerrissen werden.

Die Froscheier (Rana fusca), mit denen ich die ersten derartigen Versuche angestellt habe, stammten aus verhältnismäßig später Jahreszeit, sie wurden am 2. April 1901 aus dem Freien eingeholt. Sie befanden sich wegen der Kälte der herrschenden Witterung noch auf den ersten Furchungsstadien und wurden dann von Zeit zu Zeit bis zum 9. April auf ihre Ausbreitungsfähigkeit geprüft; am 8. und 9. April fand das Ausschlüpfen statt, einige (vielleicht 3 unter mehreren Hundert) der Tiere, die aus den oberflächlichen Lagen des in einer flachen Schale ausgebreiteten Laichs stammten, waren von selbst an der Wasseroberfläche hängen geblieben, ohne Schaden genommen zu haben; auf früheren Entwickelungsstadien hätte ihnen die Berührung mit der Wasseroberfläche das Leben gekostet.

Neben sonstigem Schutz, den die Eihülle und die Gallerte den in Entwickelung begriffenen Eiern gewähren mögen, wird auch der Schutz gegen die zerstörende Wirkung der Wasseroberfläche für die in der Laichmasse innerhalb des Wassers emporgehobenen Eier als recht wichtig in Rechnung zu stellen sein. Der Schutz der Eihülle wird erst aufgegeben, wenn die Larven „wasserspiegelfest“ geworden sind.

Der Schutz gegen die Wirkung der Wasseroberfläche ist um so wichtiger, als voraussichtlich auch jede Luftblase, höchst wahrscheinlich sogar jede Gasblase (cf. den von Wasserpflanzen exhalierten Sauerstoff, aufsteigende Blasen von Sumpfgasen u. dergl.), die sich mit eigener Oberfläche gegen das Wasser absetzt, die gleiche Gefahr für die Blastomeren und jugendlichen Embryonal-

1) Schon aus der Beobachtung, daß man auf dem Ausbreitungshäutchen gelegentlich noch äußerst feinhäutige Reste der Zellabgrenzungen mit typischen Winkeln antrifft, ferner aus der Thatsache, daß man auf Schnitten konservierten Materials direkt dichtere Zellmembranen deutlich zu sehen bekommt, geht hervor, daß auch die jugendlichsten Furchungszellen schon besondere weniger flüssige Grenzschichten besitzen werden.

zellen mit sich bringen muß; denn das Gefährliche dabei ist die Grenzfläche „Wasser—Luft“ oder allgemeiner „Wasser—Gas“ und einerlei ist voraussichtlich [1]) die Lagerung dieser Grenzfläche, einerlei also, ob die Grenzfläche am Grenzspiegel des Wassers oder auf einer in das Wasser eingeschlossenen Gasblase liegt.

Eine Ausbreitung der Blastomerensubstanz wird demnach allem Ermessen nach auch dann eintreten, wenn man eine Luftblase unter Wasser mit den der Eihülle beraubten Blastomeren in direkte Berührung bringt. Versuche dieser Art habe ich aber noch nicht ausgeführt. Tritt das zu Erwartende wirklich ein, dann ist hier vielleicht eine bequeme Methode gegeben von jugendlichen Entwickelungsstadien, beliebige Teile dauernd zu entfernen; man schmilzt dann mit einer Luftblase die betreffenden Teile einfach fort und rettet die übrigen, die man am Leben erhalten will, durch rechtzeitiges Abrücken der irgendwie an einem geeigneten Instrument festhängenden Luftblase. Auf alle Fälle kann der Wasserspiegel selbst in der angegebenen Weise benutzt werden.

b) Hühnereidotter.

Benutzt man das Eigelb des Hühnereies zu ähnlichen Versuchen so zeigen sich auch hier, wie nicht anders zu erwarten, ähnliche Ausbreitungserscheinungen auf der Wasseroberfläche, sie sind aber lange nicht so heftig. Offenbar besitzt das Eigelb den Froschblastomeren gegenüber mehr Substanzen, die in Berührung mit Wasser zunächst ausgefällt und dabei starr genug werden, um eine raschere Ausbreitung zu verhindern. Dazu kommt, daß selbst bei verhältnismäßig kleinen Portionen infolge des Gewichtes der Eimasse die centralen Partieen sehr rasch unter die Oberfläche des Wassers hinabsinken, so daß sich stets nur ein geringer Anteil der aufgetragenen Substanz, nämlich ihre ursprüngliche Randpartie auf der Wasseroberfläche ausdehnt.

Dem raschen Versinken kann man dadurch bis zu einem gewissen Grade steuern, daß man der Dottermasse beim Auflegen auf die Wasseroberfläche durch Ausziehen zu einem Faden eine größere Oberfläche,

1) Mit positiver Bestimmtheit kann das Vermutete nicht als unbedingte Notwendigkeit hingestellt werden, weil eine Gasblase, die allseits von Wasser umschlossen ist, voraussichtlich mit Wasserdampf mehr oder weniger gesättigt sein muß und deshalb ihre Oberflächenspannung nicht genau dieselbe sein wird, wie die der freien Wasseroberfläche, deren angrenzende Luftschicht sich bei der Berührung mit einer praktisch unbegrenzten Luftmenge nicht in gleichem Maße mit Dampf sättigen kann. Ich vermute, daß die Dampfsättigung innerer Gasblasen wohl eine Verlangsamung der Ausbreitungsvorgänge, nicht aber eine vollständige Sistierung derselben zur Folge haben wird.



und infolge davon größere Reibung verleiht. Man nimmt etwa 2 Streichhölzchen, taucht sie beide in dichter Berührung zuerst in die Dottermasse ein und entfernt sie dann wieder über dem Wasser voneinander, wobei sich die Dottermasse in die Länge zieht und dann als dicker Faden auf das Wasser herabsinkt. Ein solcher Faden von etwa $^{3}/_{4}$ mm Quermesser breitete sich nach ca. 3 Minuten bis zu einer Breite von 5—7 mm aus[1]).

Da wir nicht wissen, wieviel von der Dottermasse des Hühnereies der lebenden Substanz und wieviel bloß lebloser (Nahrungs-) Beigabe zuzuzählen ist, so haben die Versuche mit dem Hühnerdotter nur untergeordneten Wert und es lohnt sich nicht, weiteren Einzelheiten nachzugehen.

c) Amöben und andere Sarcodinen.

Wenn die Amöben durch ihre ganze Masse hindurch flüssig sind, so ist auch von ihnen die gleiche Ausbreitungserscheinung auf einer Wasseroberfläche zu erwarten. Diese Erwartung bestätigt sich offenbar aber nicht immer; ich habe die Ausbreitung bis jetzt nur bei einer Amöbenart, bei der von mir früher beschriebenen (98b, p. 144) und von PENARD neuerdings auch im Genfer See angetroffenen (cf. PENARD 02, p. 40) Amoeba limicola bei 6 Versuchen feststellen können, bei einzelnen anderen Amöbenarten aber nicht.

Die Versuchsexemplare der Amoeba limicola wurden einzeln in einen möglichst kleinen Wassertropfen auf den Objektträger gebracht, dann wurde der Tropfen durch Aufblasen mit einer geeignet gebogenen, dünn bespitzten Glasröhre während der mikroskopischen Beobachtung in Wirbel versetzt. Der Wassertropfen warf in seinen Wirbeln die Amöbe umher, die von dem Umhergeworfenwerden, solange sie im Inneren des Tropfens blieb, nicht die geringste Notiz nahm, sondern ihre äußerst charakteristischen Pseudopodien (RHUMBLER 98b, p. 144 und 145) gerade so rasch und gerade so gesetzmäßig (l. c.) auswarf, als ob sie von außen her gar nicht gestört würde[2]).

---

1) Natürlich hängt diese Breite außer von der Natur des verwendeten Dotters auch von der Beschaffenheit des Wassers ab; bei meinen Versuchen habe ich durchgängig gewöhnliches Leitungswasser verwendet.

2) Dieser Versuch, der keinerlei Anforderungen an Geschicklichkeit des Experimentators stellt, zeigt zugleich, daß die Amöbenbewegung gänzlich unabhängig von der Heterogenität des äußeren Mediums ausschließlich durch innere Faktoren geleitet werden kann (RHUMBLER 98b, p. 185).

Die Bewegung der A. limicola verläuft unabhängig von der Heterogenität des äußeren Mediums, denn sie verharrt in der früher

Sobald sie aber irgendwo an die Oberfläche des Wassertropfens anstieß, platzte sie augenblicklich, und ihr Inhalt spritzte wie aus einer Pistole geschossen, aus dem Inneren der Amöbe heraus uud war später nur in verschwindend geringen Spuren auf der Wasseroberfläche aufzufinden, unter denen sich stets der Kern [1]) und außerdem meist Nahrungspartikelchen fanden.

Aehnliche Versuche, die ich in den letzten Tagen mit Amoeba proteus und Amoeba verrucosa angestellt habe, führten zu keinem Resultat; diese Amöben sind offenbar specifisch schwerer als Amoeba limicola, denn sie berühren bei dem Umherwirbeln die Wasseroberfläche auffallend viel seltener als Amoeba limicola; sie platzen aber auch dann nicht, wenn man die Ueberzeugung gewinnt, daß sie an der Oberfläche angeschlagen sein müssen.

Um hier noch sicherer zu gehen, habe ich Amoeba proteus mit einer Luftblase, die ich aus einer feinen Pipettenspitze vortreten ließ, angestoßen und von ihrem Platze weggestoßen, ohne daß eine Ausbreitung ihrer Leibessubstanz auf der Luftblasenoberfläche erfolgt wäre. In seinem schönen Rhizopodenwerk hat Penard (02) auf p. 83 eine Amoeba hylobates var. simplex P. abgebildet, die direkt auf der Oberfläche einer Luftblase hinkriecht, und ich glaube mich erinnern zu können, daß ich vereinzelt selbst schon Amöben auf der Unterseite der Wasseroberfläche (nach Schneckenart) hinkriechend fand, wo sie doch höchstwahrscheinlich mit der Luft in direkte Berührung gekommen sein müssen.

Auch mit einem Vertreter aus einer anderen Gruppe der Sarkodinen, mit der Heliozoe Actinosphaerium eichhornii habe ich bei einem diesbezüglichen Versuche ein negatives Resultat erhalten.

Das Actinosphaerium lag dem Deckglasrande so nahe, daß sich die äußersten Spitzen seiner Pseudopodien an der durch die Verdunstung des Wassers unter dem Deckglasrande vordringenden Luftschicht umbogen (cf. Fig. 110). Bei dem Vordringen der Luftschicht entstand durch die Verdunstung in der Grenzfläche „Wasser-Luft“ eine in Fig. 110 durch die Pfeile angegebene Oberflächenströmung, welche sich durch die Uebertragung auf zufällige Verunreinigungen der Oberflächenschicht äußerst deutlich kenntlich

---

(l. c.) von mir beschriebenen Eigenart der Bewegung, welche die Pseudopodien an konsekutiven Oberflächenstellen der Amöbe rhythmisch erscheinen läßt, auch dann, wenn sie im Strudel umhergeworfen, fortwährend mit anderen Teilen des äußeren Mediums in Berührung gebracht wird.

1) Der Kern besitzt demnach eine feste Membran.

machte; die Pseudopodien schleiften an der Oberflächenschicht wie auf einem rotierenden Schleifrad, man sah sie deutlich von jeder Verunreinigung passiv weggeschoben werden, und außerdem wurde das Actinosphaerium als Ganzes von dem vordringenden Luftrand fortgedrückt, so daß kein Zweifel aufkommen kann; die Pseudopodien kamen geradezu in pressende Berührung mit der allerdings hier nicht reinen Grenzfläche Wasser-Luft, ohne daß sich die Substanz der Pseudopodien auf dieser Grenzfläche ausgebreitet hätte.

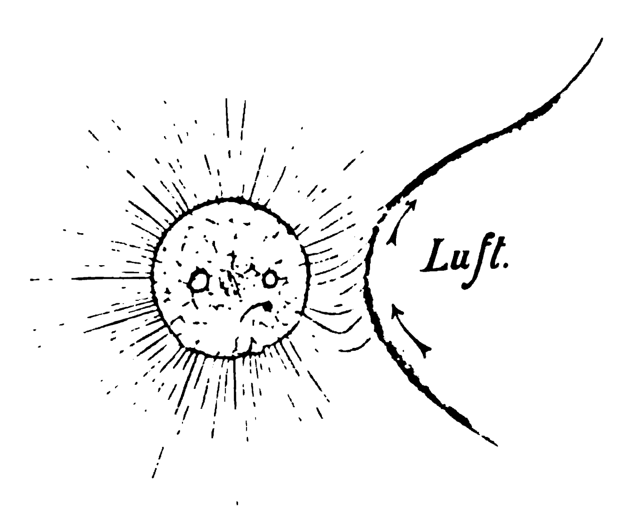


Fig. 110. An den Pseudopodien eines Actinosphaerium eichhornii zieht eine Luftschicht vorüber, auf welcher die Pseudopodien schleifen; trotzdem findet aber eine Ausbreitung der Pseudopodienmasse auf der Grenzfläche: „Wasser-Luft" nicht statt, da die Pseudopodien solide Achsenfäden enthalten.

Die Pseudopodien, die an der Oberfläche geschleift hatten, hatten nach etwa 2 Minuten, als ich neues Wasser unter das Deckglas zulaufen ließ, nichts von ihrer Länge eingebüßt. Daß etwas Besonderes mit ihnen geschehen war, ließ sich nur daran erkennen, daß sie bei jeder geringsten Bewegung des Präparates mit dem Wasser schlaff hin- und herschwankten, während die übrigen Pseudopodien, die mit der Oberfläche nicht in Berührung gekommen waren, sich auch kräftigeren Wasserbewegungen gegenüber durchaus strack und gerade hielten.

Für das Actinosphaerium ist das Ausbleiben der Ausbreitungserscheinung nicht weiter merkwürdig, da die Pseudopodien zweifellos feste Achsenfäden enthalten (cf. Schaudinn 96, p. 10), die sich natürlich nicht ausbreiten können. Die nach allen Seiten ge-

richteten Pseudopodien verhindern aber ein Heranbringen der Luftfläche an die Oberfläche des eigentlichen Weichkörpers; ob von den Achsenfäden nicht eine flüssige Rindenschicht etwa auf die Grenzfläche der Luft übergeflossen war, konnte nicht entschieden werden.

Leider habe ich bis jetzt noch keine Gelegenheit gehabt, die oben (p. 184) mit Sicherheit als flüssig erwiesenen retikulosen Pseudopodien der Foraminiferen auf ihre Ausbreitungsfähigkeit an Luftgrenzschichten zu prüfen. Ich habe aber schon vor mehreren Jahren die Erfahrung gemacht (mitgeteilt in 01, p. 8 u. 9), daß Foraminiferen (Miliolinen, Peneroplis, Polystomella) Gasblasen, die vom Boden oder von Pflanzen her aufsteigen, mit ihren Pseudopodien umklammern und dann gelegentlich mit ihnen wie mit einem Luftballon in die Höhe steigen.

Dieses Umklammertwerden der Gasblasen durch die retikulosen Pseudopodien ist jedenfalls weiter nichts als eine Ausbreitung der Pseudopodien auf der Grenzfläche Gasblase-Meerwasser. Es wurde oben schon erwähnt (p. 184), daß die Pseudopodien der Retikulosen jedenfalls außer ihrer äußeren flüssigen Protoplasmarinde im Inneren eine nicht flüssige, festere Gerüstsubstanz besitzen; ich denke mir, daß die festere aber im Vergleich zu Actinosphaerium viel nachgiebigere Gerüstsubstanz durch die Ausbreitungsströme der flüssigen Rinde über die Oberfläche der Gasblase hinübergezogen wird und daß sie dann den weiteren Zusammenhalt von Gasblase und Foraminifer vermittelt, während die lebende flüssige Protoplasmarinde sich ebenso auf die Blasenoberfläche ausbreitet und dem Tiere dauernd verloren geht, wie diejenigen Teile der Froschblastomeren, die mit der Wasseroberfläche in Berührung gebracht worden sind. Der Ausbreitungsvorgang wird hier nicht das ganze Tier vernichten können, weil die aus den Pseudopodien stammende gallertige Gerüstsubstanz sehr bald durch Verunreinigung der Oberfläche bezw. durch Ueberdeckung des oberflächlichen Ausbreitungsfeldes der weiteren Ausbreitung Einhalt gebieten muß. Der Sachverhalt muß sich leicht durch Experimente feststellen lassen, doch fehlt mir augenblicklich geeignetes Material.

d) Zusammenfassendes über die beobachteten Ausbreitungserscheinungen.

Die Versuche des voranstehenden Kapitels haben ergeben, daß die lebende Zellmasse der Frosch- und Triton-Blastomeren sich thatsächlich wie jede andere Flüssigkeit, die keine Salzlösung ist, auf einer Wasseroberfläche ausbreitet und daß sich auch das Eigelb des Hühnereies entsprechend verhält. Man hat also alles Recht, von hier aus den lebenden Froschblastomeren und dem Eigelb einen flüssigen Aggregatzustand zuzuerkennen. Die späteren Larvenzellen entziehen sich dagegen dem Ausbreitungszwang auf der Wasser-

oberfläche durch eine besondere Verfestigung ihrer Randschichten, diese Randschichten sind alsdann als feste zu bezeichnen.

Es muß hier darauf aufmerksam gemacht werden, daß es der Beweiskraft dieser Versuche nichts verschlägt, wenn wir nach der Ausbreitung die vorher lebende Zellmasse abgestorben finden, denn die ausbreitenden Oberflächenkräfte haben ohne Zweifel an einer „lebenden" Oberfläche angegriffen, und darauf kommt es allein an; was nachher geschieht, das Absterben während der Ausbreitung, ist für unseren Schluß gleichgiltig. Die Oberflächenkräfte hätten die lebende Zelloberfläche nicht fassen und auseinanderziehen können, wenn die äußerste Grenzfläche der „lebenden" Zellen nicht flüssig, sondern fest gewesen wäre (wie in den späteren Larvenstadien), das ist für uns hier allein wichtig und unangreifbar.

Wider mein Erwarten haben die Ausbreitungsversuche mit Amöben nur ein sehr unbefriedigendes Resultat ergeben, indem ich bis jetzt bloß bei einer Amöbenart, nämlich bei Amoeba limicola, eine Ausbreitung auf der Wasseroberfläche konstatieren konnte.

Es muß bei dem negativen Ausfall meiner Versuche mit Amoeba verrucosa und A. proteus hier noch erörtert werden, ob dieses negative Resultat einen durchaus flüssigen Zustand dieser Amöben (zu denen dann auch die von Penard beobachtete zu stellen wäre, cf. p. 310) ausschließt.

Das ist nun durchaus nicht der Fall. Die Ausbreitungserscheinungen sind von allen seither genannten Flüssigkeitskriterien diejenigen, die an die difficilsten Bedingungen geknüpft sind. Die Erscheinungen können ausbleiben, wenn die zusammentreffenden Oberflächen auch nur in geringem Grade verunreinigt sind. So genügt z. B. schon, daß der benutzte Wasserspiegel längere Zeit an der Luft gestanden hat, um fette Oele oder gar das sonst sich rasch ausbreitende Terpentinöl vor der Ausbreitung auf der Wasseroberfläche zu schützen und sie als Linsen (cf. auch Fettaugen auf der Fleischbrühe) auf der Wasseroberfläche fortbestehen zu lassen [1]), und so läßt sich als weiteres Beispiel eine für mehrere Flüssigkeiten als physikalisch notwendig berechnete Ausbreitungserscheinung auf Quecksilber nur dann erreichen, wenn das Quecksilber ganz besonderen Reinigungsprozeduren unterworfen worden ist [2]).

1) Cf. A. Wüllner 95, p. 427.

2) Quincke, Poggend. Ann., Bd. 139, p. 166 (citiert nach Wüllner).

Die Verhältnisse liegen hier derart, daß die Anforderungen, welche verschiedene flüssige Substanzen, um sich ausbreiten zu können, an die Reinheit der Oberflächen stellen, sehr verschiedengradige sind, so daß die einen eine schwer darzubietende absolut reine Wasseroberfläche als Ausbreitungsspiegel verlangen, während andere mit einer weniger reinen oder gar mit einer deutlich verunreinigten Wasseroberfläche reagieren. Das wird sich ganz nach zweierlei richten; einmal nach dem Grade der durch die Verunreinigungen veranlaßten Verschiebung der Adhäsionsverhältnisse (Adhäsion zwischen aufgetragener Flüssigkeit und Wasserspiegel), und zum zweiten natürlich nach dem ursprünglich vorhandenen Ausbreitungsstreben, das bei verschiedenen Substanzen der gleichen Wasseroberfläche gegenüber (je nach den Kapillaritätskonstanten, cf. I, p. 289) sehr verschieden groß sein kann. Während die eine Flüssigkeit sich sehr rasch auf dem Wasserspiegel ausbreitet, thut es eine andere nur langsam, und während im allgemeinen die erstere schon mit einer weniger reinen Oberfläche fürlieb nehmen wird, wird die an sich ausbreitungsträgere voraussichtlich eine sehr viel reinere Wasseroberfläche verlangen, sie wird anderenfalls die Ausbreitung nicht vollziehen, trotzdem sich an ihrer Natur als Flüssigkeit gar nichts geändert zu haben braucht.

Die Ausbreitungserscheinungen auf Wasser als Nachweis für den flüssigen Zustand erleiden durch die genannten Bedingungsverhältnisse in ihrer praktischen Verwertbarkeit als physikalisches Reaktionsmittel auf den flüssigen Zustand der lebenden Zellleibsubstanz eine erhebliche Einschränkung; „wertlos“ werden sie aber durch diese Einschränkung nicht, denn so viel ist klar, wo die gewaltsame Ausbreitung der Zellleibmasse auf dem Wasserspiegel erfolgt, da hat sich die ausgebreitete Substanz als Flüssigkeit dokumentiert. Nur der umgekehrte Schluß darf nicht gezogen, es darf also nicht gesagt werden: wo die Ausbreitung einer lebenden Zellleibmasse auf einem Wasserspiegel nicht erfolgt, da kann die Zellleibmasse auch nicht flüssig, sondern muß fest sein.

Wir kommen somit zu dem Schlusse, daß die lebenden Blastomeren der Amphibieneier auch in Bezug auf die Ausbreitungserscheinungen in frappantester (und vielleicht operativ verwertbarer [cf. p. 308]) Weise den Erwartungen entsprochen haben, die an sie als Flüssigkeiten vom physikalischen Standpunkte aus gestellt werden konnten; daß das Gleiche zwar nur in einem vereinzelten Falle bei den Amöben geschehen ist, daß aber die ausständigen Fälle keinen Gegenbeweis gegen die rein flüssige Komposition auch der Amöben zu liefern vermögen.

Von dem Zweckmäßigkeitsstandpunkte der Selektion aus hätte sich voraussehen lassen, daß die Leibesmasse der Amöben einer Ausbreitung

auf den Grenzflächen Wasser-Gas irgendwie schwerer zugängig sein muß, als es erwiesenermaßen die Froschblastomeren sind, denn sie entbehren der Schutzhülle, welche Gallerte und Eischale um die Gesamtheit der Blastomeren der Amphibieneier herumlegt [1]), und die Gefahr, mit Gasblasen in Berührung zu kommen (Sauerstoffblasen der Wasserpflanzen, wie Diatomeen etc. etc., aufsteigende Bodengase, Wasseroberfläche), ist für sie kaum geringer als für die deutlich geschützten Froscheier.

Auf alle Fälle läßt sich begreifen, daß gegen die natürlich vorkommenden Gasoberflächen irgendwie gefeite Amöben anderen gegenüber die der Ausbreitung gegenüber leicht zugängig blieben (Amoeba limicola), im Vorteil sein mußten, weil sich für sie die Kategorie der leicht eintretenden Gasgefahren verringerte oder [praktisch [2])] ganz fortfiel, während sie für die jeder Ausbreitung zugängigen Amöben bestehen blieb.

Im übrigen müssen wir uns hier daran erinnern (Teil I, p. 282), daß das Flüssige in das Feste bei den Kolloiden graduell übergehen kann und daß der Zustand der einen Zelle nicht für denjenigen aller ähnlichen maßgebend zu sein braucht. Es verschlägt unseren Deduktionen in Anbetracht der Amoeba limicola nichts, wenn sich die Oberfläche gewisser Amöben in Zukunft als rein fest herausstellen sollte. Bei Amoeba verrucosa (die keine Ausbreitung zeigt) setzt sich die Ektoplasmaschicht so scharf vom Entoplasma ab, daß sie direkt wie eine distinkte feste Haut erscheint.

In Anbetracht dieser Verhältnisse habe ich in meiner früheren Arbeit, als ich die Mechanik der Amöbenbewegung (RHUMBLER 98b, p. 195) analysierte, bereits diesen Amöben mit „hautartigem Ektoplasma" einen besonderen Abschnitt gewidmet, was ich hier erwähne, um den Glauben nicht aufkommen zu lassen, daß durch die eventuelle Existenz einer Oberflächenhaut meine früheren mechanischen Erklärungen hinfällig würden [3]).

---

1) Da die Gesamtheit der Blastomeren durch die Eihüllen vor Gasoberflächen geschützt ist, so ist auch jede einzelne Blastomere geschützt und sie kann unter dem Schutze der Hülle Eigentümlichkeiten entwickeln und bewahren, die ihr in Freiheit das Leben gefährden würden.

2) „Praktisch fortfiel", weil in den freien Gewässern kaum absolut reine Wasseroberflächen vorkommen werden.

3) Die Schwierigkeit, die mich abhält, eine feste Oberflächenschicht für die Amöben ohne Ausbreitungserscheinungen (an Luftgrenzflächen) ohne weiteres zuzugeben, besteht darin, daß dann bei jeder Nahrungsaufnahme und Defäkation ein Verflüssigung der Ektoplasmahaut an der Eintritts- oder Austrittsstelle angenommen werden muß, denn wie sollten sonst größere Körper durch die Haut, die empirisch keine Oeffnungen

Die eventuell bei manchen Amöben vorhandene Ektoplasmahaut wäre aber ganz ohne jeden Zweifel nicht als eine „persistente“ Membran anzusehen, die, einmal erzeugt, dauernd als Membran verharrt, sondern sie gehörte zu denjenigen Membranen, die ich oben als „reversibel“ bezeichnet habe, d. h. sie muß jederzeit wieder in Zellleibsubstanz umgewandelt werden können, wenn sie in den Zellleib versenkt wird. Sie entsteht aus Zellleibsubstanz, die aus dem Zellinneren heraus auf die Zelloberfläche getreten und unter dem Einfluß des umgebenden Wassers unter Zurückstoßung aller körnigen Einlagerungen hautartig erstarrt ist[1]). Sie verflüssigt sich wieder, sobald sie dem Einfluß des Wassers durch Eintauchen in das Innere des Zellleibes entzogen wird; sie wäre eine unter dem Einfluß des Zellleibinneren lösliche, an der Berührungsfläche mit dem Wasser ausgefällte Niederschlagsmembran.

Außer den mathematischen Gründen, die die Reversibilität der Oberflächenschicht der Amöben als notwendig erweisen — ohne Neuerzeugung von Ektoplasma am Vorderende und ohne Zurückverwandlung von Ektoplasma in Entoplasma an den hinterwärtigen Körperpartieen ist eine Vorwärtsbewegung der Amöbe undenkbar — habe ich früher schon direkte Beobachtungen dieser Reversibilität bei verschiedenen Amöben mitgeteilt (Rhumbler 98 b, p. 144 u. 150). Da es sich hier um eine prinzipiell notwendige und theoretisch wichtige Thatsache handelt [insofern als sie zeigt, daß gleiche Zellleibkonstituenten ganz verschiedenen Charakter (hier ektoplasmatischen und entoplasmatischen) annehmen können, wenn sich ihre Lagerung im Zellleib ändert[2]), so mag hier ein neues Beispiel für diese Reversibilität folgen.

---

hat, hindurchkommen? Nach Eintritt der Verflüssigung, die als Postulat erscheint, aber an sich nicht ohne weiteres verständlich ist, würden dann allerdings wieder bis zum Ende verständlich, an den Stellen der Verflüssigung das von mir aufgestellte Import- und Exportgesetz gelten (Rhumbler 98b).

1) Dieser Umwandlungsprozeß kann physikalisch in einfachster Form vor sich gehen; man braucht sich nur ein wässeriges Kolloid in ein Medium eingebettet zu denken, welches dem Kolloid bis zur Erstarrung Wasser entzieht. So würde z. B. ein flüssiger Tropfen Gummi, arabicum in Alkohol eingebettet, sich mit einer festen Haut umziehen, und diese Haut wäre wieder löslich, wenn man sie ins Innere des Tropfens unter den Einfluß des Wassers (weg von dem Einfluß des Alkohols, der zunächst nur auf die Oberfläche wirkt) zurückbrächte. Aber auch chemische Umwandlungen sind während dieser Reversibilität nicht ausgeschlossen und für die organische Substanz nicht unwahrscheinlich (cf. M. Verworn 92; Rhumbler 98 b, p. 158).

2) Ich sagte früher (l. c. p. 112): „Es geht den einzelnen Protoplasmateilen in dieser Beziehung ebenso, wie es den einzelnen Zellen im viellzelligen Organismus geht, Struktur und Funktion

In den Seewasseraquarien unseres Instituts habe ich zu gewissen Zeiten öfters eine eigentümliche Amöbe angetroffen, die ich seither vergeblich in der einschlägigen Litteratur gesucht habe, und die ich deshalb für neu halte. Die Eigentümlichkeit dieser Amöbe besteht darin, daß sie während ihrer Bewegungen fortgesetzt zu platzen und in einzelne kugelige Tropfen auseinanderzufallen „scheint", um nach Verschmelzung der Kugeln das Schauspiel des Zerfalls von neuem zu beginnen; ich bezeichne sie als Amoeba comminuens[1]). Die kleine (25—39 μ) Amöbe zerfällt natürlich in Wirklichkeit nicht, sondern die Pseudopodien brechen als eruptive Kugeln nur so plötzlich durch das Ektoplasma hervor und hängen dann nur so fein punktuell mit dem übrigen Plasmaleib zusammen, daß man beim Uebersehen der punktuellen feinsten Verbindungsstrecken die Plötzlichkeit der Eruption für einen momentanen Zerfall und die vorgestoßenen Kugeln für die Zerfallsstücke hält. Es ist also hier diejenige Erscheinung, welche man ausnahmsweise auch bei Amoeba radiosa EHRENBERG antrifft (RHUMBLER 98b, p. 144), zur Regel, d. h. zur eigentlichen Fortbewegungsart geworden (Fig. 111).

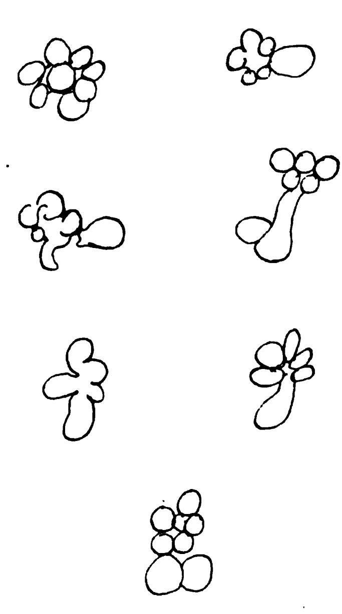


Fig. 111. Amoeba comminuens sp. n. Vergr.: 440/1.

Das punktuell aus dem Ektoplasma vorbrechende körnchenführende Entoplasma umgiebt sich auf seiner an das Wasser angrenzenden Oberfläche sofort nach seiner Eruption mit einer deutlich erkennbaren Ekto-

der lebenden Zellbestandteile wird in hohem Maße von ihrer Lagerung und der Einwirkung der Umgebung bestimmt, sie haftet „nicht ausschließlich" an dem organischen Substrat des betreffenden Zellteiles selbst, sondern in vielen Zellen nachweisbar mehr noch an dem Ort und den physikalischen und chemischen Einflüssen seiner Umgebung." (Vergl. hierzu die Beobachtungen von O. MAAS an den Blastomeren von Aegineta [MAAS 01].)

1) Von „comminuere = in kleine Teile zerbrechen". Ich halte die Namengebung für erlaubt, weil die geschilderte Amöbe in ihrer Pseudopodienbildung so charakteristisch ist, daß sie auch ohne Kenntnis ihres weiteren Entwickelungscyklus jederzeit wiedererkannt werden kann. Bei weniger charakteristischen Amöben ist ein neuer Name ohne Feststellung des Entwickelungsganges meist nur eine unnötige Litteraturbelastung, da sich der Charakter der Pseudopodien innerhalb der am häufigsten vorkommenden Pseudopodienformen bei ein und derselben Art je nach dem Umständen stark zu verschieben vermag.

plasmaschicht ohne Körnchen. Das Entoplasma muß also Substanzen enthalten, welche in Berührung mit dem umgebenden Wasser (unter Zurückstoßung der körnigen Einlagerungen in das Amöbeninnere zurück) zu Ektoplasma werden. Bei dem Vorstoßen neuer Pseudopodienkugeln fließt natürlich Entoplasma aus den früheren Kugeln in die neuen über, und man sieht dann deutlich wie in den früheren das Ektoplasma sich über dem entwichenen Entoplasma zu einer dickeren Schicht zusammenzieht, deren untere Lagen dann in der schon früher beschriebenen Weise (98b, p. 150—158) wieder in Entoplasma übergeführt werden, offenbar weil die unteren Lagen durch das Dickerwerden des Ektoplasmas dem Einfluß des Wassers wieder entzogen worden sind. Die Umwandlung der inneren Ektoplasmaschichten in Entoplasma geht bei Amoeba comminuens ebenso rasch vor sich wie die Erzeugung von Ektoplasma aus dem Entoplasma heraus, denn man sieht die durch die Zusammenziehung veranlaßte Ektoplasmaverdickung auf den älteren kleiner werdenden Kugeln nur ganz kurze Zeit; das Ektoplasma wird offenbar sehr rasch in seinen unteren Schichten wieder ins Entoplasma zurückgeführt. Im übrigen verläuft diese Reversibilität bei verschiedenen Amöben mit sehr verschiedener Geschwindigkeit, bei Amoeba verrucosa beispielsweise ganz außerordentlich langsam.

10. Die vom dritten Kapillaritätsgesetz abgeleitete Niveauveränderung innerhalb von Kapillarröhren.

a) Das Aufsteigen der Eimasse vom Frosch und Triton in Kapillarröhren.

Nach dem dritten Kapillaritätsgesetz erfahren Flüssigkeiten, in die man eine Kapillarröhre eintaucht, innerhalb der Kapillarröhre eine „selbstthätige“ Niveauveränderung; sie steigen mit konkavem Meniscus in der Kapillarröhre hoch, wenn ihre Adhäsion zum Glas der Kapillarröhre größer ist als ihre eigene Kohäsion, sie fallen innerhalb der Kapillarröhre mit konvexen Meniscus, wenn ihre eigene Kohäsion geringer als ihre Adhäsion zum Glase ist[1]).

Befreit man ein Frosch- oder Triton-Ei von seinen Hüllen und bringt man die zurückbleibende pigmentierte Eimasse, bevor sie durch die Berührung mit der Luft fest wird, mit der Oeffnung einer Kapillarröhre in Verbindung, so steigt sie außerordentlich rasch, schätzungsweise so rasch wie Wasser, mit konkavem Meniscus in der Kapillare hoch; die von der Eihülle befreite Eimasse erweist sich

1) Ein Ausbleiben der Niveauveränderung wäre für eine unveränderte Flüssigkeit nur dann denkbar, wenn ihre Adhäsion zur Wand der Kapillare ihrer eigenen Kohäsion genau gleich wäre, ein schwer realisierbarer Fall, mit dem kaum zu rechnen ist und der nötigenfalls durch Verwendung verschiedener Glassorten ausgeschaltet werden könnte.

demnach als eine Flüssigkeit (deren Adhäsion zum Glase größer als ihre Kohäsion ist), denn keine andere Art von Körper außer einer Flüssigkeit würde in gleicher Weise selbstthätig in der Kapillarröhre hochsteigen.

Natürlich muß dieser Versuch an der Luft und darf nicht im Wasser oder in einem sonstigen flüssigen Medium vorgenommen werden, weil sonst das eindringende Wasser, bezw. Flüssigkeit die Eimasse mitreißen würde, während in der Luft nur die Eimasse selbst durch ihre eigene Kapillarität hochsteigen kann. Vor Entfernung der Eihülle ist daher sorgsam darauf zu achten, daß sich kein Wasser der Eimasse zumengt; man saugt mit Fließpapier das Wasser fort, ehe man die Eihülle auf dem Nagel des Daumens etwa mit Hilfe eines Skalpells oder einer Präpariernadel beseitigt. Wie weit man derartige Versuche zur Bestimmung der physikalischen Oberflächenspannung der Eimasse benutzen könnte, die sich ja aus der Steighöhe, dem Durchmesser der Kapillarröhre, dem specifischen Gewicht und dem Randwinkel berechnen lassen müßte[1]), bleibt dahingestellt. Meine dahin gehenden Unternehmungen sind zu ungleich ausgefallen, als daß ich sie der Mitteilung wert halten könnte. Das mag zum Teil an dem Mangel geeigneter Meßinstrumente gelegen haben, zum Teil ist es aber auch sicher anderen Fehlerquellen zuzuschreiben; vor allem ist es sehr schwer, die Beimengung von Hüllgallerte zur Eisubstanz vollständig zu verhüten, und andererseits bringt auch jede Zeitdifferenz in der Anlegung der Kapillarröhre andere Resultate, da die Eimasse an der Luft äußerst rasch, hauptsächlich wohl unter Einwirkung des Sauerstoffs der Luft (RHUMBLER 99, p. 582) zum Teil auch durch Verdunstung des in der Eimasse enthaltenen Wassers (l. c. p. 621) dickflüssiger und sehr bald fest wird, und während der Zeit dieses Dickerwerdens natürlich ihre Kapillaritätskonstanten fortwährend ändern muß.

Auch das Eigelb des Hühnereies steigt in der Regel in ähnlicher Weise in einer Kapillarröhre mit konkavem Meniscus hoch, doch gelten für exakte Bestimmungen auch hier die gleichen Schwierigkeiten, vor allem wieder das rasche Festwerden der Eisubstanz an der Luft,

---

1) $\alpha = \frac{r\,h\,s}{2\cos\vartheta}$; wo α = Oberflächenspannung in Milligrammgewicht pro Millimeter Länge, r = Radius der Kapillarröhre; h = Steighöhe der Flüssigkeit in der Kapillarröhre; s = specifisches Gewicht der Flüssigkeit, und ϑ den bereits früher definierten Randwinkel bedeutet (cf. WIEDEMANN und EBERT 99, p. 134).

dann die reichliche Ueberladung der Eisubstanz mit zähflüssigem Dotter u. dgl. m.

Bei einigen Versuchen blieb ein Hochsteigen der Eimasse (Huhn; bei den Amphibieneiern niemals) ganz aus, was jedenfalls auf ein besonders rasches Festwerden der Oberflächenschicht unter Einwirkung der den Kapillarwänden adhärierenden Luft zurückzuführen war; dieser Auslegung entsprechend stieg in der Regel die Eimasse n ganz feinen Röhren weniger hoch als in weiteren. Im selben Ei waren die Steighöhen gleich weiten Röhren gegenüber nach gleicher Beobachtungsdauer an verschiedenen Stelle des Eies ganz verschieden; was auf lokale Differenzen im Eibau schließen lassen dürfte.

Der Randwinkel, welchen die hochsteigende Eimasse mit der Wand der Kapillarröhre (570 μ Durchm.) bildete, betrug beispielsweise bei 25 mm Steighöhe 30°; es haben diese Angaben nur für den gerade gemessenen Versuch individuelle Bedeutung, nach genaueren Mittelwerten wurde nicht gesucht.

Natürlich ist es für die Beweiskraft der vorgenannten Versuche von großem Belang, ob die in der Kapillarröhre hochsteigende Eimasse, wenn sie mit der Oeffnung der Kapillarröhre in erste Berührung tritt, noch lebt oder ob sie bereits abgestorben ist, denn der Aggregatzustand der abgestorbenen Zellmasse ist, wie wir zur Genüge wissen, für denjenigen der lebenden in keiner Weise maßgebend. Ich habe zwar die Hülle der Amphibieneier möglichst schonsam vom Eiinhalt entfernt; ohne starke Pressungen und Verschiebungen welche die lebende Eimasse notwendig schädigen müssen, ließ sich das aber trotzdem nicht erreichen, leider war mir auch zur Zeit, als ich diese Versuche ausführte, das Kriterium der lebenden Zellmasse, auf außen vorbeigeführte Strömungen nicht mit inneren Wirbelströmungen zu antworten (Teil I, p. 376), noch nicht bekannt, so daß ich nicht mit Bestimmtheit behaupten kann, daß die aufsteigende Eimasse die Befreiung aus der Eihülle lebend überstanden habe. Ihrem normalen Aussehen nach, welches nichts von dem sonst beim Absterben der Eimasse auftretenden Weißgrau (Oberlicht) erkennen ließ, möchte ich jedoch die aufsteigende Froscheimasse für noch nicht abgestorben sondern für lebensfrisch, wennschon natürlich durch die Befreiung aus der Eihülle stark lädiert ansehen.

Die Kapillarröhrenversuche sind bei der ihnen noch anhaftenden Unzuverlässigkeit von mehr negativem Wert; sie zeigen, daß die Eimasse nach den zur Anstellung des Versuches notwendigen Eingriffen unbedingt nicht fest sein kann, sondern flüssig sein muß, wennschon der Einfluß der Eingriffe erst eliminiert werden müßte, um dasselbe

mit der gleichen absoluten Sicherheit auch von der lebenden ungestörten Zellmasse selbst behaupten zu können. Hätte gesetzmäßig keine Niveauveränderung in den Kapillarröhren stattgefunden, so wäre jedenfalls die Annahme eines flüssigen Aggregatzustandes der lebenden Zellmasse zur größten Unwahrscheinlichkeit geworden, während diese Annahme durch die gemachten Erfahrungen zum mindesten eine neue Wahrscheinlichkeitsstütze erhält.

Gern hätte ich die Lohblüte (Aethalium septicum) zu den Kapillarröhrenversuchen herangezogen, doch war es mir trotz der gütigen Bemühungen des Herrn Prof. Peter und der Herren Kollegen Meisenheimer und R. W. Hoffmann, für die ich hier meinen besten Dank ausspreche, leider nicht möglich, gut fließende lebende Aethalien zu erhalten. Ich wurde nur einiger in der Kapillarröhre nicht aufsteigender käsiger Portionen dieses Myxomyceten habhaft, die ich für ausgetrocknet und abgestorben ansehen mußte, weil sie keinerlei Bewegungen zeigten.

Kapillarversuche mit der Lohblüte wären besonders erwünscht gewesen, weil sie an die Berührung mit der Luft, in welcher die Versuche vorgenommen werden müssen, gewöhnt ist, so daß sie während des Versuches nicht durch die Berührung mit einem neuen Medium geschädigt wird; ferner verleiht die Größe der Zellleibmasse dem Versuch Erleichterung, er kann auf makroskopische Weise ausgeführt werden, und schließlich wird sich leicht konstatieren lassen, ob die in der Kapillarröhre eventuell hochgestiegene Masse noch lebt oder nicht, ob sie auch nach dem eventuellen Aufstieg in der Röhre ihre vitalen Strömungen fortsetzt oder nicht.

Auch hier wäre, wie bei den Amöben, mit einer eventuell vorhandenen oberflächlichen Niederschlagsmembran zu rechnen, die natürlich das Aufsteigen der Zellleibmasse verhindern könnte, doch würde man diese Behinderung vielleicht durch Entfernung der Oberflächenschicht und tieferes Einsenken der Röhre in die Plasmamasse beseitigen können.

Man hätte weiter darauf zu achten, daß das zum Versuche verwendete Plasmodium nich allzusehr mit festen Nahrungspartikeln durchdrängt ist, denn eine dichte Zusammendrängung derselben würde die Substanz des Plasmodiums, auch wenn sie in ihren lebenden Bestandteilen durchaus flüssig wäre, mit den physikalischen Eigenschaften eines Breies ausstatten, welche einem Hochsteigen des Plasmodiums in der Kapillarröhre entgegen sind.

Um schließlich das eventuelle Hochsteigen mit Sicherheit als eine passive, durch die Attraktionskraft der Kapillarwände veranlaßte physikalische Erscheinung ansprechen zu können, wäre zu konstatieren, ob das Hochsteigen unter Einhaltung bestimmter Randwinkel vor sich ginge.

Zusatz bei der Korrektur: Während eines mehrtägigen Aufenthaltes in einer Waldgegend (Grünenplan bei Alfeld; September) habe ich auf verschiedenem Waldboden vorkommende gelbe Myxomycetenplasmodien mehrfach mit Kapillarröhren in Berührung gebracht. Die Plasmodiensubstanz wurde thatsächlich in der Kapillarröhre hoch-

gezogen. Die Steighöhe schien bei feuchtem Wetter zuzunehmen (bis $1^1/_2$ cm in Kapillarröhre von ca. $^1/_3$ mm Durchm. nach 2 Minuten erreicht), bei trockenem Wetter und gegen das Fruktifikationsstadium hin aber rasch zu sinken. Die hochgestiegene Masse konzentrierte sich nach einiger Zeit auf mehrere Stellen, während sich in den übrigen Röhrenteilen eine helle Flüssigkeit ansammelte. Infolge der mit dem Hochgezogenwerden verbundenen Reizwirkung zog sich offenbar das lebende Maschenwerk unter Ausstoßung von Flüssigkeit zusammen. Da ich kein Mikroskop zur Stelle hatte, konnte ich Randwinkel- und weitere Beobachtungen nicht machen.

C. Schlussbemerkungen.

Der Gang der vorstehenden Untersuchung weicht in gewisser Weise von dem sonst bei biologischen Untersuchungen meist üblichen ab. Er benutzt die Physik als Grundlage und fragt von ihrem Standpunkte aus: welche Eigenschaften muß die lebende Substanz besitzen, wenn sie wirklich eine Flüssigkeit ist, wie immer wieder behauptet, aber auch immer wieder bestritten wurde? Die Untersuchung geht sozusagen „nicht mit Unbefangenheit“ an die Beobachtungen heran und sie sucht dann das Beobachtete nicht mit den für maßgebend erachteten, aber doch indivuell ausgesuchten physikalischen Gesetzen in Einklang zu bringen, sondern sie stellt gebieterisch die Alternative: ist die lebende Zellmasse eine Flüssigkeit, dann muß ihr Verhalten nicht bloß mit einigen, sondern mit allen für Flüssigkeiten geltenden Gesetzen in Einklang zu bringen sein. Ist das aber nicht möglich, dann ist sie auch keine Flüssigkeit.

Der Verlust der Unbefangenheit des Beobachters mag immerhin als ein gewisser Nachteil angesehen werden; dieser Nachteil der Methode wird aber sicher durch die Präcision der Fragestellung, welche sie gestattet, mehr als aufgewogen, was wohl am besten daran erkannt werden kann, daß sie eine Reihe von der naiven Forschung bisher übersehener Eigentümlichkeiten der lebenden Zellsubstanz ohne Anwendung irgendwelcher besonderer Finessen zur Kenntnis gebracht hat; als solche sind zu nennen: die im weiten Umfange geltende Unabhängigkeit der Strömungsgeschwindigkeit des Wandbelages der Charazellen solchen Drucken gegenüber, die in „lokaler“ Beschränkung von außen auf die Zelle einwirken (bis über 7 Atmosph.) [Teil I, p. 309 u. ff.]; ferner: das verschiedenartig mechanische Verhalten von abgestorbenen einerseits und lebenden nackten Zellen andererseits (Teil I, p. 333); ferner: die Gleichheit homologer Randwinkel bei polythalamen Foraminiferenschalen (p. 190);

ferner das Hochsteigen des lebenden Myxomycetenplasmas in Kapillarröhren (hier p. 321) und schließlich die gewaltsame Ausbreitung der lebenden Blastomerensubstanz auf der Grenzfläche Wasser—Luft (hier p. 304).

Alle die von physikalischen Gesichtspunkten aus ermittelten Befunde waren mit den Flüssigkeitskriterien in Uebereinstimmung zu bringen, und die meisten von ihnen haben obendrein noch die Möglichkeit eines irgendwie festen, wenn auch noch so zarten lebenden Gerüstes innerhalb der untersuchten Zellleibmassen ausgeschlossen. Man denke an: die leichte, ungehinderte Verschiebbarkeit der Einlagerungen innerhalb des lebenden, strömenden Wandbelags der Charazellen, die in den kleinsten Dimensionen erfolgen kann (Teil I, p. 306); ferner an die Einstellung des dotterhaltigen Eiteiles im Froschei zur Schwerkraft (Teil I, p. 297); ferner an die Thatsache, daß sich die Geschwindigkeit der Charaströmung selbst einem lokal ausgeübten Drucke von 7 Atmosphären gegenüber in keiner merkbaren Weise ändert, was sich daraus erklären läßt, daß bei Flüssigkeiten die innere Reibung unabhängig vom äußeren Drucke ist (während bei festen Körpern die innere Reibung die Verschiebbarkeit der Teilchen mit dem Außendrucke erheblich ändert) u. dgl. m.

Die Detailprüfung der Zellinhalte hat dann aber ergeben, daß die zwar mit Sicherheit als „flüssig" erkannten Zellinhalte dennoch nicht physikalisch einfachen Flüssigkeiten mechanisch homolog sein können. Es stellte sich vielmehr heraus, daß eine auffällige Inkongruenz zwischen physikalisch einfachen Flüssigkeiten und lebender Zellsubstanz besteht in beiden nachfolgenden Beziehungen.

1) Die Oberflächenteilchen einer einheitlichen Flüssigkeit lassen sich innerhalb der Oberflächenschicht durch äußere mechanische Einwirkungen (äußere Vorbeiströme) ebenso gut wie im Inneren ad libitum verschieben, während das in keinem Falle mit den Oberflächenteilchen einer „lebenden" nackten Zelle geschehen kann.

2) Im „lebenden" Zellinhalte läßt sich eine „innere Spannung" mit aller Sicherheit nachweisen, die gleichfalls in einer „einfachen" Flüssigkeit nicht denkbar ist (Teil I, p. 355).

Wir erkannten dann, daß die beiden für „einfache Flüssigkeiten" nicht denkbaren Erscheinungen (die Resistenzfähigkeit der flüssigen Oberfläche gegen äußere Vorbeiströme und die innere Zellspannung) in dem von Bütschli zuerst erkannten **Wabenbau** des lebenden Zellinhaltes eine selbstverständliche einfache Erklärung findet; ja daß sich, soweit ich sehen kann, keine andere als die schaumige Komposition ausdenken läßt, welche in gleicher Weise die nebeneinander

aufgefundene selbstthätige spontane Verschiebbarkeit des lebenden Zellleibes einerseits und die Resistenzfähigkeit desselben lebenden flüssigen Zellinhaltes gegen äußere rein mechanische (d. h. nur durch ihr Trägheitsmoment wirkende) Eingriffe andererseits einheitlich zu erklären im stande wäre. Wir faßten daher die aufgefundene, erste Inkongruenz in die Worte zusammen: die lebende Zellsubstanz besitzt Schaumspannung, eine einheitliche Flüssigkeit dagegen entbehrt derselben (Teil I, p. 378).

Diese erste Inkongruenz macht aber dann angesichts der histologischen Differenzierung, die uns in mannigfacher Form allenthalben innerhalb der Zellen entgegentritt, eine zweite Inkongruenz zur notwendigen Annahme. Die einzelnen Alveolen, welche die lebende Schaummasse bilden, können nämlich nicht identische Zusammensetzung haben, sondern müssen lokal different beschaffen sein.

Daraus folgt, daß der lebende Schaum, im Gegensatz zu einem gewöhnlichen physikalischen Schaum, der allorts aus Blasen derselben Substanz (z. B. Seifenwasser beim Seifenschaum) besteht, an ververschiedenen Orten eine ganz verschiedene Spannung besitzen kann, was sich in der Gestalt der lebenden Zellleibmasse, also auch auf der deutlich sichtbaren Oberfläche derselben Ausdruck verschaffen muß; wie bezeichneten daher die zweite Inkongruenz in Anlehnung an Roux als die „Anomogenität der lebenden Zelloberflächen“.

Die Anomogenität war daran schuld, daß die lebenden Zelloberflächen nur bei geringer Differenzierung (viele Embryonalzellen), die von gewöhnlichen Schäumen (nach dem ersten Kapillaritätsgesetz) zu erwartenden mathematischen Minimalflächen auf ihren Oberflächen zur Ausbildung bringen konnten, daß die meisten (vor allem die höher differenzierten) Zelloberflächen nur „relative Minimalflächen“ im Sinne Driesch's erwarten lassen.

Da aber solche „relative“ sich nicht wie die absoluten Minimalflächen geometrisch erkennen lassen und hierdurch eine große Willkür in die Ansprechung von Oberflächenformen als „relative Minimalflächen“ hineingetragen wird, so halte ich es für wesentlich, daß sich die Realexistenz relativer Minimalflächen für die von flüssigen Weichkörpern der Foraminiferen abgeschiedenen Schalen direkt auf physikalischer Grundlage nachweisen ließ. Eine neue Kammerwand legt sich hier immer an die vorausgehende ältere Vorläuferin so klein an, als sie unter den obwaltenden Randwinkelverhältnissen nur immer sein kann; sie ist hier erwiesenermaßen eine „relative“ Minimalfläche, denn wir haben in allen Fällen die kammerbauende Sarkode

rekonstruktiv stets so auf ihrer Unterlage hinfließen sehen, daß sie ihre verschiedenen Randwinkel stets mit „geringstem Oberflächenverbrauch" vorschob. Die von der flüssigen Sarkode abgeschiedene Kammerwand kann keine absolute geometrische Minimalfläche sein, wie sie eine einheitliche Flüssigkeit unter gleichen Verhältnissen zur Ausbildung bringen würde, weil infolge ihrer Anomogenität die Sarkode die ältere Schalenwand mit lokal verschiedenen Randwinkelarten berührt[1]), während eine physikalische einheitliche Flüssigkeit oder ein einheitlicher Schaum dieselbe Wandart stets nur mit einer Randwinkelart berühren kann. **Die Realexistenz relativer Minimalflächen ist an dem Kammerbau der Foraminiferenschale erwiesen.**

Der Bau der Foraminiferenschale leistet aber noch mehr als den Beweis für die relativen Minimalflächen, er beweist in Einem alles das, was wir bei dem Studium der anderen Zellarten mühsamer ererringen mußten, und man wird verstehen, warum die Foraminiferenschale in diesem Aufsatz eine so eingehende Behandlung erfahren hat.

Zunächst beweist die Konstanz homologer Randwinkel bei den mehrkammerigen Schalen den „flüssigen Zustand der kammerbauenden Sarkode", denn kein anderer mechanischer Grund läßt sich für diese an sich für das Leben der Foraminiferen offenbar sehr gleichgiltige (daher bei verschiedenen Arten verschiedene Randwinkel) Randwinkelkonstanz ausdenken, während der flüssige Zustand der Sarkode diese Randwinkelkonstanz direkt fordert.

Dann beweist die Beschränkung der Randwinkelgleichheit auf homologe Winkel die Anomogenität der Foraminiferensarkode. Wäre die flüssige Foraminiferensarkode allorts gleich gebaut, so könnte sie während des Schalenbaues nur eine Art von Randwinkeln erzeugen.

Da wir nun gesehen haben, daß sich die Anomogenität der Sarkode am einfachsten und wahrscheinlichsten auf Grund der Bütschli'schen Wabenlehre erklären läßt, so wird das Vorkommen mehrerer Randwinkelarten (bei den polythalamen Schalen mit excentrischen Mündungsachsen) außerdem noch zu einem Argument für die **Realexistenz des Wabenbaues**, der im übrigen bei den Foraminiferen von Bütschli selbst, Schaudinn, mir und einigen anderen bereits lange empirisch nachgewiesen worden ist.

---

1) Jede Kategorie dieser verschiedenen Randwinkelarten bleibt aber bei den aufeinander folgenden Kammerbildungen konstant, daher sind dann in der fertig gebildeten Schale die „homologen" Randwinkel konstant.



Die Reihe der Lebenserscheinungen, die sich auf Grund der Wabenlehre seither als mechanisch erklärbar[1]) erwiesen hat, war folgende:

1) Lagerungsverhältnisse kleiner Einlagerungen im Maschenwerk der Zelle [Bütschli[2]) 92]. 2) Zusammentreffen je dreier Lamellen in diesem Maschenwerk (Bütschli 92). 3) Senkrechte Stellung der Maschen innerhalb der Alveolarschicht der Oberfläche bei Infusorien (Bütschli 92). 4) Radiärstrahlige Stellung der Maschen um größere kugelige Einlagerungen (Bütschli 92). 5) Fibrillärstreifigwerden unter Zugwirkung stehender Plasmamassen (Bütschli 92). 6) Astrosphärenbildung (Bütschli 92). 7) Kernspindelbildung bei der Zellteilung (Bütschli 92 u. 98). 8) Amöbenbewegung (Bütschli 92). 9) Radiolarienskelette (Dreyer 92). 10) Umlagerung der Zellleibkonstituenten während der Zellteilung und mechanischer Verlauf derselben[3]) (Rhumbler 96). 11) Entstehung der Pigmentstraße durch das eindringende Spermatozoon in verschiedenen Tiereiern und 12) Pigmentverteilung bei den Wanderbewegungen und Ortsveränderungen von Amphibienblastomeren (Rhumbler 99). 13) Installationsmöglichkeit des Chemismus der Lebensvorgänge (Hofmeister 01). 14) Entstehung bivalenter Doppelschalen bei der Foraminifere Orbitolites (Rhumbler 02).

Zu dieser Reihe haben die vorliegenden Untersuchungen noch folgendes hinzugefügt:

15) Unterschiedliches Verhalten von selbstthätig abgestorbenen (d. h. nicht mit Fixierungsflüssigkeiten abgetöteten) Blastomeren einerseits und lebenden Blastomeren andererseits äußeren mechanischen Anstößen gegenüber (Teil I, p. 346). 17) Elastische Reaktion jugendlicher Embryonalzellen kurzen Zug- und Druckwirkungen gegenüber (Teil I, p. 370). 18) Plastische Reaktion jugendlicher Embryonalzellen längeren Zug- und Druckwirkungen gegenüber (Teil I, p. 371). 19) Bau der polythalamen Foraminiferenschale.

Hierzu treten dann, allerdings als Argumente für den Wabenbau nur eine zweite Rolle spielend, noch diejenigen Erklärungen von Lebenserscheinungen, welche sich zwar auch auf Grund des flüssigen

---

1) „Erklärbar" soll heißen: wegen Einfachheit der mechanischen Ableitungen äußerst wahrscheinlich gemacht.

2) Vergl. hierzu Anhang 2.

3) Die Einwände, die gegen diese Erklärung erhoben worden sind, werde ich demnächst anderwärts behandeln. Keiner wirft die gegebene Erklärung um. Man vergleiche hierzu die Arbeiten Häcker (99), Doflein (00), Reinke (00), E. B. Wilson (01) und Gallardo (02), in denen man einen Teil der Einwände bereits widerlegt finden wird.

Zustandes der Sarkode allein — d. h. ohne die speciellere Annahme eines Schaumgefüges der Flüssigkeiten — in einfacher wahrscheinlicher Weise geben lassen, welche aber insofern, als sie auf Molekularkräfte basiert sind (Teil I, p. 351 u. 384), auch ohne weiteres eine Schaumstruktur der Flüssigkeiten zulassen, so daß sie von der Erklärungskraft der Wabenlehre mitumfaßt werden. 20) Bau der Testaceenschale und Entstehung des dichten Bausteingefüges derselben. 21) Nahrungsimport amoeboider Zellen. 22) Defäkation amoeboider Zellen, und 23) Vakuolenpulsation bei Protozoen (Rhumbler 98). 24) Chemotropische Wanderungen amöboider Zellen [Rhumbler 99, Bernstein 00, Jennings 00[1])].

Unter den Einwänden, die gegen Bütschli's Wabenlehre erhoben worden sind, ist der von O. Hertwig (93, p. 20) wohl der schwerwiegendste gewesen. O. Hertwig meint, daß sich die Eiweißverbindungen der Hyaloplasmalamellen in dem wasserhaltigen Enchylema lösen müßten, also nicht als Wände bestehen bleiben könnten, denn die Eiweißlösungen seien gemeinhin mit Wasser mischbar. In dieser Beziehung ist das Verhalten der abgestorbenen Blastomeren und vieler Amöbenleichen, das wir Teil I, p. 334--338 geschildert haben, interessant. Die Zellleichen zeigen, daß nach dem Zusammenstürzen des Wabengerüstes die Zellsubstanz sich als eine Flüssigkeit darstellt, die sicherlich keinerlei Oberflächenmembran mehr besitzt, denn sie läßt sich ohne weiteres durch Strömungen im Außenmedium in Wirbel versetzen. Trotzdem aber löst sich diese Flüssigkeit im umgebenden Wasser nicht, und andererseits bleibt in ihr auch das ästig zusammengestürzte Gerüstwerk ungelöst lange Zeit hindurch bestehen. Was der Zellleiche aber physikalisch möglich ist, das ist natürlich auch für die Zelle keine physikalische Unmöglichkeit. (Vergl. hierzu auch Bütschli 01, p. 543.)

Ein zweiter Einwand, daß man nur selten auch bei stärkster Vergrößerung den Wabenbau in dem lebenden Zellinhalt deutlich zu Gesicht bekommt, hat in keiner Weise irgendwelches Gewicht. Es giebt eine große Zahl von kleinen, milchig durchscheinenden (wie der lebende Zellinhalt) Metazoen, z. B. Rotatorien, kleine Crustaceen, Nematoden etc. etc. oder Organe von solchen, die, obgleich sie zweifellos, wie man sich leicht durch Konservierung überzeugen

1) Der Aufsatz Jennings' bringt neben einigem interessanten Neuen hauptsächlich Anweisungen darüber, wie man die früher von mir mitgeteilten Nachahmungsexperimente von Lebenserscheinungen der Amöben (Rhumbler 98b) mit dem Skioptikon einem größeren Hörerkreis projizieren kann. Obgleich Jennings mich ausdrücklich als den Autor der Experimente bezeichnet, findet sich in einer englischen Zeitschrift ein Referat über Jennings' Aufsatz, in welchem die Experimente selbst alle Jennings zugeschrieben sind, ein Irrtum, den ich hiermit richtig stelle.

kann, aus einzelnen Zellen zusammengesetzt sind, doch nichts von ihrem zelligen Aufbau während des Lebens erkennen lassen. Wenn sich aber die den Waben gegenüber riesigen Zellen einer optischen Aufschließung entziehen können, dann ist ein solcher Aufschluß von den vergleichsweise winzigen Waben erst recht nicht zu erwarten.

Im übrigen hat neuerdings Fritz Schaudinn besonders darauf aufmerksam gemacht, wie man durch eine gewisse systematische Schulung des Auges auch in dem Erkennen des lebenden Alveolenwerkes sehr viel weiter kommen kann, als man auf den ersten Anblick glauben sollte (cf. Schaudinn 02, p. 188).

Ein dritter Einwand, daß man selbst auf feinsten konservierten gefärbten Schnitten das von Bütschli behauptete Alveolenwerk nicht immer erkennen kann, hat jede Stützkraft eingebüßt, seitdem man hauptsächlich durch A. Fischer überzeugt worden ist, daß mit der Konservierung notwendig mehr oder weniger hochgradige Strukturumstürzungen verbunden sein müssen [1]).

Eine Widerlegung anderer Einwände wird man in Bütschli's Entgegnungsschrift (01) finden, der am Schlusse auch ein vollständiges Verzeichnis der Arbeiten Bütschli's über Mikrostrukturen des Plasmas und anderweitiger Körper beigegeben ist.

In Bezug auf das allgemeine Gesehenwerdenkönnen steht es naturgemäß auch mit den von anderen Seiten angenommenen, am letzten Ende mikroskopischer Sichtbarkeit stehenden Elementarstrukturen nicht um ein Haar besser als mit der Wabenstruktur. Was aber die Wabenlehre weit über jede andere der derzeitigen Mikrostrukturhypothesen emporhebt, das ist die ungemein große Erklärungskraft [2]), die sie für die verschiedensten Lebenserscheinungen besitzt, während keine andere Theorie bis jetzt ähnlich glaubwürdige mechanische Erklärungen hat aufbringen können und meiner Ansicht nach auch gar nicht aufbringen kann, denn der Granula- sowohl wie der Filar-

---

1) Der von Pauli (02) gegen Bütschli erhobene Einwand, daß auf Grund der Phasenregel die gelatinierte Gelatine nicht wabig gebaut sein könne, wenn die gefällte Gelatine wabig ist, hat natürlich keinerlei Konsequenzen für die lebende Zellleibmasse, was ich hier hervorhebe, weil mir schon die Ansicht entgegengetreten ist, als wäre von Pauli ein physikalischer Grund gegen die Wabentheorie geltend gemacht worden.

2) In dieser Hinsicht würde die Wabentheorie, selbst wenn sie eine bloße Fiktion wäre, was sie ja durchaus nicht ist, immer noch einen ähnlichen theoretischen Wert haben, wie für Physik und Chemie die Lehre von den Atomen, die ja aus selbstverständlichen Gründen noch nie von einem Menschen gesehen worden sind.

Theorie fehlt jede Verknüpfung ihrer Elementarelemente zu einem intracellularen mechanischen System (Teil I, p. 381), ein allorts in der Zelle verbreitetes Gerüst wäre aber in der flüssigen Grundmasse nur in fester Form denkbar (Bütschli 92, p. 143; Rhumbler 96, p. 535), mit einer solchen vertragen sich aber, von allem anderen abgesehen, schlechterdings die Protoplasmaströmungen und, wie Verworn (03, p. 53) neuerdings Pflüger gegenüber betont, auch die Stoffwechselvorgänge innerhalb der Zellen nicht. Die feste Struktur könnte keine allgemeine Elementarstruktur sein.

Die Auffassung der lebenden Zellmasse als eine Emulsion (zuerst Berthold, dann zahlreiche andere Forscher) oder sonstwie chargierte oder auch nicht chargierte einfache Flüssigkeit, in der zwar, wie schon Verworn (01, p. 568) und neuerlich Pauli (02) gezeigt hat, die Aufrechterhaltung einer gewissen Struktur und der gleichzeitige Verlauf sehr verschiedener chemischer Vorgänge in verschiedenem Sinne nebeneinander denkbar wäre, scheitert meines Erachtens daran, daß die in einer einfachen Flüssigkeit als möglich denkbare Struktur doch kaum die Stabilität besitzen könnte, welche die histologische Differenzierung der meisten Zellen aufzuweisen hat, und daß auch sie kein intracelluläres mechanisches System abzuleiten gestattet, wie es unter anderem allein der Zellteilungsvorgang für sich verlangt. Auf alle Fälle könnten die „hier" untersuchten Zellinhalte kein derartiges bloß emulsives „einfaches" Flüssigkeitskonsortium darstellen, wie wir in vielen Stücken gezeigt haben, und wie vor allem schon aus dem Verhalten der Embryonalzellen hervorgeht; ihre Substanz breitet sich zwar auf der Grenzfläche Wasser-Luft rückstandlos aus; sie ist also sicher flüssig, aber sie kann im Leben weder eine einfache noch eine bloß chargierte (d. h. nur mit freischwimmenden Kleinkörpern irgendwelcher Art beladene) Flüssigkeit sein, weil sie sich trotz ihres flüssigen Zustandes nicht durch äußeren Anstoß in Wirbelrotation oder Schaukelschwankungen versetzen läßt (Teil I, p. 337).

Trotzdem erinnern wir uns hier zum Schlusse wieder an das, was wir eingangs gesagt haben, daß bei den Kolloiden fest und flüssig kein prinzipieller, sondern nur ein gradueller Unterschied ist (Verworn 01, p. 568), und daß temporäre und lokale Verfestigungen innerhalb der lebenden Substanz nicht ausgeschlossen sind, auch wenn sich die lebende Zellinhaltssubstanz in vielen Fällen mit physikalischer Genauigkeit als flüssig erwiesen hat; auf lokale Verfestigungen der Zelloberfläche sind wir bereits bei den späteren Embryonalzellen gestoßen (p. 306); temporäre Verfestigungen könnten etwa durch

Uebertreten des Hyaloplasmas in den gelatinierten Zustand und Wiederzurücktreten in den flüssigen durch lokale temporäre Flüssigkeitsentziehungen entstehen, doch soll von solchen Möglichkeiten hier weiter nicht die Rede sein.

Wir halten uns nach den vorliegenden Untersuchungen nur zu folgender Verallgemeinerung berechtigt:

Der lebende Zellinhalt 1) Protoplasmaströmung zeigender Zellen, 2) derjenige amöboider Zellen und 3) derjenige der Eier und früher Embryonalzellen besitzt einen flüssigen Aggregatzustand und hat die mechanischen Besonderheiten eines anomogen komponierten Schaumgemenges.

Bei der weiten Verbreitung, die Bütschli u. Andere bereits für die Wabenstruktur innerhalb auch anderer sehr verschiedenartiger Zellen aus den verschiedensten Tierreihen nachgewiesen haben, wird kaum zu zweifeln sein, daß sich die mechanischen Eigentümlichkeiten anomogener Schäume innerhalb des lebenden Zellinhaltes noch in weit größerer Verbreitung nachweisen lassen werden, als das hier geschehen ist.

Der Kreis der Anhänger der Wabenlehre vergrößert sich unter den Morphologen von Tag zu Tag; möge sich auch die Aufmerksamkeit der Physiologen den Bütschli'schen Ausführungen zuwenden!

Göttingen, zoologisch-zootomisches Institut,
2. Oktober 1902.

Anhang zu Teil I (p. 312).

O. Bütschli hat bei einem ähnlichen Falle mir den Einwand gemacht, daß in einer Flüssigkeit ein Druckgefälle in horizontaler Ausbreitung nicht vorkommen könne, „die Natur der Flüssigkeit ist es vielmehr, daß der Druck in gleichen Höhen überall gleich ist" (in: Zoolog. Centralblatt, 7. Jahrg., 1900, p. 347). Bütschli scheint dabei übersehen zu haben, daß es sich im erörterten Falle nicht um eine ruhende, von festen Wänden umschlossene Flüssigkeit handelt. Drücke ich, wie ich bei dem von Bütschli kritisierten Experimente gethan habe, mit einer Nadel auf die Mitte des Deckglases, so überträgt sich natürlich dieser Druck unmittelbar auf die unter dem Druckpunkte des Deckglases liegenden Flüssigkeitsteile, an dem freien vertikalen Flüssigkeitsrand sind die Flüssigkeitsteilchen aber nur dem Drucke der umgebenden Atmosphäre ausgesetzt, es fehlt hier der Druck des Deckglasgewichtes + dem von mir ausgeführten Nadel-

druck, der Druck ist also am Rande geringer, an der Druckstelle unterm Deckglas höher, hiermit ist das Druckgefälle gegeben. Wenn kein Ueberdruck an der Druckstelle vorhanden wäre, warum sollte sich dann die Flüssigkeit zwischen Objektträger und Deckglas um so rascher ausbreiten, je stärker ich auf das Deckglas drücke. Je größer die Druckdifferenz zwischen Druckpunkt und freiem Deckglasrand, desto größer das Druckgefälle und desto rascher der Flüssigkeitstransport. Natürlich hört das Druckgefälle sofort auf, wenn der Druck aufhört, denn die Inkompressibilität der Flüssigkeiten bringt es mit sich, daß sich jeder Ueberdruck „sofort" in Flüssigkeitsbewegung umsetzt, aber solange ich (oder das Deckglas) drücke, bleibt auch das Druckgefälle bestehen.

Während bekanntlich die Formel für die Ausflußgeschwindigkeit (v) aus irgend einem Behälter unter gewöhnlichen Umständen $v = \sqrt{2gh}$ lautet, wo g die Erdbeschleunigung, h die Höhe des jeweiligen Flüssigkeitsstandes im Ausflußgefäß bedeutet, verwandelt sich diese Gleichung in

$$v = \sqrt{2g \frac{p - p_0}{\delta}}$$

sobald die ausfließende Flüssigkeit noch unter einem besonderen Innendruck (p) steht, der größer ist als der Außendruck (p_0) (in unserem Fall der Druck der umgebenden Atmosphäre). Die Druckdifferenz zwischen innen (p) und außen (p_0) tritt also sofort als Faktor in die Gleichung ein. Außerdem zeigt die Gleichung durch ihren Faktor $\frac{1}{\sqrt{\delta}}$, da hier δ die Dichte der Flüssigkeit bedeutet (= Masse der Volumeneinheit), daß eine Flüssigkeit bei gleichem inneren Ueberdruck um so rascher ausfließt, je geringer die Dichtigkeit der betreffenden Flüssigkeit ist. Es läßt sich daraus schon mit Wahrscheinlichkeit schließen, daß bei genügender Größe der Druckdifferenz (d. h. wenn die Druckdifferenz zwischen innen und außen groß genug ist, um die entstehenden Reibungen zu überwinden) in einem Gemenge aus zwei nicht mischbaren Flüssigkeiten die beiden Flüssigkeiten mit verschiedener Geschwindigkeit von demselben Druckgefälle ausgestattet werden können, sofern nur die Dichte der einen Flüssigkeit ausreichend verschieden von derjenigen der anderen ist. Die weniger dichte Flüssigkeit wird sich in dem gleichen Druckgefälle rascher fortbewegen als die dichtere Flüssigkeit, man gelangt also auch auf diesem Wege zu meiner seither nur aus dem Ausfall meiner Experimente also rein empirisch abgeleiteten Be-

hauptung, daß sich im gleichen Druckgefälle Tröpfchen einer weniger dichten Flüssigkeit rascher fortbewegen können als eine dichtere Flüssigkeit, in die sie eingelagert sind.

Das Druckgefälle wird noch steiler werden, wenn man anstatt einer einheitlichen Flüssigkeit eine wabige Schaummasse drückt, und in ihr eingeschlossene Flüssigkeitsmassen, die an der Schaumbildung nicht beteiligt sind, werden deshalb, wenn die sonstigen Bedingungen erfüllt sind, sich noch viel rascher in dem gepreßten Schaum fortbewegen als in einer einheitlichen Flüssigkeit. So kann man beispielsweise Terpentinöltropfen sehr leicht aus der Eigelbmasse des Hühnereies unter dem Mikroskop herausdrücken, ohne daß dabei das Terpentinöl oben oder unten, an Deckglas oder Objektträger, anstößt, geschweige denn an beiden, wie man verlangen müßte, wenn Bütschli mit seinem Einwand recht hätte.

Anhang II (zu p. 326), das Verhalten der Einlagerungen in einem flüssigen Schaumgefüge betreffend.

Einlagerungen können sich zu den flüssigen Schaumkonstituenten verschieden verhalten, je nachdem ihre Adhäsionsverhältnisse zu letzteren liegen. Sie treten, wenn sie klein genug, d. h. kleiner als die Waben sind, nach dem früher von mir aufgestellten Importgesetz (Rhumbler 98) in diejenigen Schaumbestandteil über, zu dem sie die größte Adhäsion haben, also in die Wandsubstanz, wenn sie zu ihr, in den Wabeninhalt dagegen, wenn sie zu dem Wabeninhalt eine größere Adhäsion besitzen. Sind die Einlagerungen größer als die Waben, dann bildet sich im Falle eines Ueberwiegens der Adhäsion zum Enchylema eine größere Enchylemavakuole um die Einlagerungen herum; im Falle einer größeren Adhäsion zum Hyaloplasma werden Einlagerungen, die um einiges größer als die Wanddicke sind, zunächst in die Kantenknoten der Waben einrücken (man hat dann die von Bütschli angegebene Stellung der Einlagerungen); sind sie dagegen um vieles größer als die Wanddicke oder gar als die Waben selbst, so wird sich die von Bütschli oft geschilderte radiäre Alveolarschicht um die Einlagerungen herum ausbilden. Diese für die Ruhelage maßgebenden Verhältnisse bleiben bei ungehinderten gleichschnellen Strömen von Schaum und Einlagerungen bestehen und erfahren erst eine Aenderung, wenn sich die Schaummasse aus irgend einem der früher diskutierten Gründe mit einer anderen Geschwindigkeit fortbewegt als die Einlagerungen. Hat sich bei geeigneter Adhäsion eine Enchylemavakuole um den Fremdkörper gebildet, so wird diese Vakuole fortwährend durch den vorbeiziehenden Schaumstrom hinterwärts von dem Fremdkörper wieder abgezogen und in das weiterziehende Schaumgefüge eingeordnet werden, während sich gleichzeitig die abgezogene Vakuole

fortwährend vorderwärts wieder neu aus dem an ihm adhärierenden Enchylema der neuzuströmenden Schaumteile ersetzt. Ein derartiger Fremdkörper zerstört in der strömenden Schaumsubstanz fortwährend Waben, indem er deren Enchylema an sich reißt, er giebt aber auch andererseits das ihm entrissene Enchylema im selben Maße fortwährend in Form neuer Waben an den strömenden Schaum ab, so daß eine gewisse Strecke vor ihm und hinter ihm sich die Verhältnisse im Schaumstrom nicht ändern; nur in seiner direktesten Umgebung zeigt sich die Umhüllungsvakuole. Eine namhafte Verzögerung kann hierbei in der Schaumströmung nicht eintreten, da die Reibung des um den Fremdkörper herumgehüllten dünnflüssigen Enchylemas mit der vorbeiziehenden Schaummasse nur äußerst gering sein kann.

Liegen die mit anderer Geschwindigkeit bewegten oder feststehenden Einlagerungen infolge größerer Adhäsion zur Wandsubstanz in der Wandsubstanz selbst, so wird ihr Verhalten je nach ihrer Größe ein verschiedenes sein. Sind sie kleiner als die Waben, dann werden sie die ihnen adhärierende Wandsubstanz durch die Wabenräume des vorbeiziehenden Stromes hindurchziehen und auf diese Weise neue Waben erzeugen, also ohne Zerstörung von Waben eine Wabenvermehrung zur Folge haben [1]).

Sind Einlagerungen, die der Wandsubstanz adhärieren, größer als die Waben, so wird das radiäre Alveolensystem (cf. oben) von dem vorbeiziehenden Schaumstrom zu einem Fächer zusammengelegt, dessen Scharnierpunkt im Fremdkörper liegt, es sammelt sich dann eine in ihrer Bewegung stark verlangsamte Schaumpartie hinter dem Fremdkörper zu einem Kegel an, der durch den Schaumstrom direkt hinter dem Fremdkörper fortwährend neuen Wabenzuschuß erhält, während an den Mantelrändern die Waben allmählich wieder die Strömungsgeschwindigkeit der Umgebung annehmen. Derartige Einlagerungen bewirken also eine Verlangsamung des angrenzenden Schaumstromes direkt hinter der Einlagerung; diese Verlangsamung hält sich aber inselartig in lokaler Beschränkung und vermag nicht die Bewegung der ganzen Schaummasse namhaft aufzuhalten. Die geschilderten Inseln habe ich neuerdings hinter feststehenden Einlagerungen deutlich beobachten können. Ihre Erkennung macht ebensowenig Schwierigkeiten, wie diejenige der früher mitgeteilten Strömungsdetails.

Litteraturverzeichnis.

Albrecht, E., Untersuchungen zur Struktur des Seeigeleies, in: S.B. Ges. München, 1898, Heft 3, 9 pp.

— Neue Fragestellung zur Pathologie der Zelle, in: S.B. Ges. München, 1899, Heft 1, 14 pp.

---

1) In ähnlicher Weise werden beim Schaumschlagen neue Wände vermittelst adhärierenden Fremdkörper (Drähte des Schaumschlägers u. dgl.) durch die bereits bestehenden Blasen hindurchgezogen, die letzteren werden mit der Dauer des Schlagens zahlreicher und infolge der Durchteilungen „kleiner“.

Albrecht, E., Pathologie der Zelle, in: Ergebn. allgem. Pathol. u. pathol. Anat. (Lubarsch u. Ostertag), Jahrg. 6, 1901, p. 900.

Bernstein, J., Zur Konstitution und Reizleitung der lebenden Substanz, in: Biol. Centralbl., Bd. 19, 1899, p. 289—295.

— Chemotropische Bewegung eines Quecksilbertropfens, in: Arch. ges. Physiol., Bd. 80, 1900, p. 628—637.

— Die Kräfte der Bewegung in der lebenden Substanz in: Naturw. Rundschau, Jahrg. 16, 1901, p. 413—415, 429—432, 441—443.

Berthold, G., Studien über Protoplasmamechanik, Leipzig 1886.

Biedermann, W., Ueber den Zustand des Kalkes im Crustaceenpanzer, in: Biol. Centralbl., Bd. 21, 1901, p. 343—352.

Born, G., Ueber den Einfluß der Schwere auf das Froschei, in: Arch. mikr. Anat., Bd. 24, 1884, p. 475.

Boveri, Th., Ueber die Polarität des Seeigeleies, in: Verh. Ges. Würzburg, Neue Folge Bd. 34, 1901, p. 145—176.

— Die Polarität von Ovocyte, Ei und Larve des Strongylocentrotus lividus, in: Zool. Jahrb. Anat., Bd. 4, 1901, p. 639—653, Taf. 48—50 . . . (a)

Brady, H. B., Report of the Foraminifera, in: Rep. scient. Results of the Voyage of H. M. S. Challenger, Zoology, Vol. 9, London 1884.

Brandt, K., Biologische und faunistische Untersuchungen an Radiolarien und anderen pelagischen Tieren. 1. Untersuchungen über den hydrostatischen Apparat von Thalassicollen und koloniebildenden Radiolarien, in: Zool. Jahrb. (Syst.), Bd. 9, 1895, p. 27—74.

Braun, A., Ueber die Richtungsverhältnisse der Saftströme in den Zellen der Characeen, Berlin 1852, Buchdruckerei der Kgl. Akademie d. Wissenchaft.

Bütschli, O., Protozoa, in: Dr. H. G. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 1, Leipzig und Heidelberg 1880—89.

— Kleine Beiträge zur Kenntnis einiger mariner Rhizopoden, in: Morphol. Jahrb., Bd. 11, 1886, p. 78—101.

— Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma, Leipzig 1892.

— Meine Ansichten über die Struktur des Protoplasmas und einige ihrer Kritiker, in: Arch. Entwickelungsmech., Bd. 11, 1901, p. 499—584, Taf. 20.

— Bemerkungen über Cyanophyceen und Bakteriaceen, in: Arch. Protistenkunde, Bd. 1, 1902, p. 41—58, Taf. 1.

Carpenter, W. B., Report on the specimens of the genus Orbitolites, in: The Voyage of H. M. S. Challenger, Zoology, Vol. 7, No. 4, London 1883, p. 1—47, Taf. 1—8.

—, Parker, W. K., and Jones, T. R., Introduction to the study of the Foraminifera (Ray Society), London 1862.

Chabry, L., Contribution à l'embryologie normale et tératologique des ascidies simples, in: J. Anat. Physiol., T. 23, 1887, p. 167.

Chapman, Fr., The foraminifera of the Gault of Folkestone, Part. X, in: J. R. Micr. Soc., 1898, p. 1—49, Taf. 1 u. 2.

Cienkowsky, L., Ueber einige Rhizopoden und verwandte Organismen, in: Arch. mikr. Anat., Bd. 12, 1876, p. 15—50, Taf. 4—8.

Christiansen, C., Elemente der theoretischen Physik, deutsch von J. Müller, Leipzig 1894.
Dervieux, E., Le Frondicularie Terziarie del Piemonte, in: Boll. Soc. geol. Ital., Vol. 11, 1893, p. 236—243, Taf. 4.
Doflein, F., Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. 4. Zur Morphologie und Physiologie der Kern- und Zellteilung. Nach Untersuchungen an Noctiluca und anderen Organismen, in: Zool. Jahrb. Anat., Bd. 14, 1900, p. 1—60, Taf. 1—4.
Dreyer, Fr., Die Prinzipien der Gerüstbildung bei Rhizopoden, Spongien und Echinodermen, in: Jena. Zeitschr., Bd. 26, 1892, p. 204—468, Taf. 15—29.
— Peneroplis: eine Studie zur biologischen Morphologie und zur Speciesfrage, Leipzig 1898, 119 pp., 5 Taf.
Driesch, H., Die mathematisch-mechanische Betrachtung morphologischer Probleme der Biologie, Jena 1891.
— Experimentelle Veränderungen des Typus der Furchung und ihre Folgen, in: Z. wiss. Zool., Bd. 55, 1892, p. 10.
— Entwickelungsmechanische Studien. 10. Ueber einige allgemeine entwickelungsmechanische Ergebnisse, in: Mitt. Stat. Neapel, Bd. 11, 1893, p. 239.
— Resultate und Probleme der Entwickelungsphysiologie der Tiere, in: Ergeb. Anat., Bd. 8 (J. 1898), 1899, p. 698—846.
— Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. 4. Die Verschmelzung der Individualität bei Echinidenkeimen, in: Arch. für Entwickelungsmech., Bd. 10, 1900, p. 411—434.
— Die organischen Regulationen, Leipzig 1901, 228 pp.
Fornasini, C., Sull'accrescimento anormale di un esemplare di Cristellaria e sulla Cr. auris (Sold.), in: Rivista Italian. di Paleont., Fasciolo di giugno 1896.
— Indice ragionato de le Rotaline fossili d'Italia, in: Mem. Acc. Bologna, (Ser. 5) Vol. 7, 1898, p. 239—290, 10 Holzschn.
— Isomorfismo ed eteromorfismo nei Foraminiferi, in: Rivista Ital. di Paleont., Anno 4, 1900, Fasc. 4.
Gallardo, A., Interpretación dinámica de la división celular, Buenos Aires 1902, 100 pp.
Guppy, R. J. L., On some Foraminifera from the Microzoic Deposits of Trinidad, West Indies, in: P. Z. S. 1894, p. 647—653, Taf. 41.
Häcker, V., Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre, Jena 1899.
Häusler, R., Die Astrorhiziden und Lituoliden der Bimammatuszone, in: N. Jahrb. Min., Jahrg. 1883, Bd. 1, p. 55—61, Taf. 3 u. 4 . . . (a).
— Notes on some Upper Jurassic Astrorhizidae and Lituolidae, in: Quart. J. Geol. Soc., Vol. 39, 1883, p. 25—29, Taf. 2 u. 3 . . . (b).
Heidenhain, M., Einiges über die sogenannten Protoplasmaströmungen, in: S.B. Ges. Würzburg (J. 1897), 1898, p. 116—139.
Herbst, Curt, Ueber das Auseinandergehen von Furchungs- und Gewebe-Zellen in kalkfreiem Medium, in: Arch. Entwickelungsmech., Bd. 9, 1900, p. 424—463, Taf. 18 u. 19.
— Formative Reize in der tierischen Ontogenese, Leipzig 1901

Hertwig, O., Die Zelle und die Gewebe, 1. Bd. 1893, 2. Bd. 1898 . . . (a).
— Beiträge zur experimentellen Morphologie und Entwickelungsgeschichte. 4. Ueber einige durch Centrifugalkraft in der Entwickelung des Froscheies hervorgerufene Veränderungen, in: Arch. mikr. Anat., Bd. 53, 1898, p. 415—443, Taf. 20 u. 21 (b).
Hertwig, R., Die Protozoen und die Zelltheorie, in: Arch. Protistenkunde, Bd. 1, 1902, p. 1—40.
— u. Lesser, E., Ueber Rhizopoden und denselben nahestehende Organismen, in: Arch. mikr. Anat., Bd. 10, Supplem. 1874. 243 p. 5 Taf.
Hofmeister, F., Die chemische Organisation der Zelle, Braunschweig 1901, auch in: Naturwiss. Rundschau, Jahrg. 16, 1901, p. 581—583, 600—602, 612—614.
Hörmann, G., Studien über die Protoplasmaströmung bei Characeen, Jena 1898, 79 pp.
Jennings, H. J., Artificial imitations of protoplasmic activities and methods of demonstrating them, in: Journ. of applied Microsc. and Laboratory Methods, Vol. 5, No. 1, p. 1597—1602.
Jensen, P., Ueber individuelle physiologische Unterschiede zwischen Zellen der gleichen Art, in: Arch. ges. Physiol., Bd. 62, 1895, p. 172—200, Taf. 1 u. 2.
— Ueber den Aggregatzustand des Muskels und der lebendigen Substanz überhaupt, in: Arch. ges. Physiol., Bd. 80, 1900, p. 176—228 . . . (a).
— In Sachen des Aggregatzustandes der lebendigen Substanz, in: Arch. ges. Physiol., Bd. 83, 1900, p. 1—9 . . . (b).
Jones, T. R., and Chapman, F., On the fistulose Polymorphinae and on the genus Ramulina, in: J. Linn. Soc., Vol. 25, 1896, p. 496—516, 42 Figg., u. ibidem Vol. 26, p. 334—354, 51 Figg.
Lang, A., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. 2. Aufl. 2. Lief.: Protozoa. Jena 1901.
Lehmann, O., Molekularphysik, Bd. 2, Leipzig 1889.
— Struktur, System und magnetisches Verhalten flüssiger Krystalle und deren Mischbarkeit mit festen, in: Annalen der Physik, 4. Folge, Bd. 2, 1900, p. 649—705, 2 Taf.
Lister, J. J., Contributions to the life-history of the Foraminifera, in: Phil. Trans., Vol. 186, 1895, B, p. 401—453, Taf. 6—9.
Loeb, J. Ueber die angebliche gegenseitige Beeinflussung der Furchungszellen und die Entstehung der Blastula, in: Arch. Entwickelungsmech., Bd. 8, 1899, p. 361—372.
Maas, O., Experimentelle Untersuchungen über die Eifurchung, in: S.B. Gesellsch. Morph. u. Physiol. München, 1901, Heft 1, p. 1—20.
van der Mensbrugghe, G., Sur la propriété caractéristique de la surface commune à deux liquides soumis à leur affinité mutuelle, in: Bull. de l'Acad. Roy. de Belgique, Sér. 3, T. 21, 1891, p. 420—435, Taf. 21.
Meyer, Lothar, Die modernen Theorieen der Chemie, 4. Aufl., Breslau 1883.
Millett, F. W., Report on the recent Foraminifera of the Malay Archipelago, in: J. R. Micr. Soc., 1898, p. 258—269, Taf. 5 u. 6.

v. Möller, V., Die Foraminiferen des russischen Kohlenkalkes, in: Mém. Acad. St. Pétersb., Sér. 7, T. 27, No. 5, 1879, p. 1—131, Taf. 1—7.

Moszkowski, M., Ueber den Einfluß der Schwerkraft auf die Entstehung und Erhaltung der bilateralen Symmetrie des Froscheies, in: Arch. mikr. Anat., Bd. 60, 1902, p. 17—65, 10 Fig.

Müller-Pouillet, Lehrbuch der Physik, Braunschweig 1886.

Nägeli, C., Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik. 2. Heft: Die Bewegung im Pflanzenreiche, Leipzig 1860.

Pauli, W., Der kolloidale Zustand und die Vorgänge in der lebendigen Substanz, in: Naturwiss. Rundschau, Jahrg. 17, 1902, p. 313—316, 325—327, 337—339.

Penard, E., Faune rhizopodique du bassin du Léman, Genève 1902, 714 pp.

Perner, Jar., Ueber die Foraminiferen des böhmischen Cenomans, in: Palaeontographica Bohemiae, No. 1, Prag 1892, p. 49—65, Taf. 1—10.

Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie, Bd. 1 u. 2, Leipzig 1897, 1901.

Pflüger, E., Ueber den Einfluß der Schwerkraft auf die Teilung der Zellen, Pflüger's Arch., Bd. 31, 32 u. 34, 1883/84.

Quincke, G., Ueber periodische Ausbreitung von Flüssigkeitsoberflächen und dadurch hervorgerufene Bewegungserscheinungen, in: Annal. Phys. u. Chemie, Neue Folge Bd. 35, 1888, p. 580—642, 1 Taf.

— Ueber unsichtbare Flüssigkeitsschichten und die Oberflächenspannung flüssiger Niederschläge bei Niederschlagmembranen, Zellen, Colloiden Gallerten, in: Annal. Physik, 4. Folge, Bd. 7, 1902, p. 631—682 u. p. 701—744.

Reinke, Fr., Grundzüge der allgemeinen Anatomie, Wiesbaden 1901.

— Zum Beweis der trajektoriellen Natur der Plasmastrahlungen, in: Arch. Entwickelungsmech., Bd. 9, 1900, p. 410—423.

Rhumbler, L., Beiträge zur Kenntnis der Rhizopoden. 2. Saccammina sphaerica M. Sars, in: Z. wiss. Zool., Bd. 57, 1894, p. 433—617, Taf. 21—24.

— Entwurf eines natürlichen Systems der Thalamophoren, in: Nachr. Ges. Göttingen (Math.-physik. Klasse), 1895, p 51—98.

— Ueber die phylogenetisch abfallende Schalenontogenie der Foraminiferen und deren Erklärung, in: Verh. Deutsch. zool. Gesellsch., 1897, p. 162—192.

— Stemmen die Strahlen der Astrosphäre oder ziehen sie? in: Arch. Entwickelungsmech., Bd. 4, 1897, p. 659—730, 27 Textfig., Taf. 28 . . . (a).

— Zellleibschalen und Kernverschmelzungen bei den Rhizopoden und deren wahrscheinliche Beziehungen zu phylogenetischen Vorstufen der Metazoenbefruchtung, in: Biol. Centralbl., Bd. 18, No. 1, 1898, p. 21 . . . (a).

— Physikalische Analyse der Lebenserscheinungen der Zelle. 1. Bewegung, Nahrungsaufnahme, Defäkation, Vakuolen-Pulsation und Gehäusebau bei lobosen Rhizopoden, in: Arch. Entwickelungsmech., Bd. 7, 1898, p. 103—350, 100 Textfig. u. Taf. 6 u. 7 . . . (b).

— Allgemeine Zellmechanik, in: Ergebn. Anat. (F. Merkel u. R. Bonnet), Bd. 8 (1898), 1899, p. 543—625.

Rhumbler, L., Die Furchung des Ctenophoreneies (nach Ziegler) und deren Mechanik, in: Arch. Entwickelungsmech., Bd. 8, 1899, p. 187—238, mit 28 Textfig. . . . (a).

— Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. III. Mechanik der Pigmentzusammenhäufungen in den Embryonalzellen der Amphibieneier, in: Arch. Entwickelungsmech., Bd. 9, 1899, p. 63—102, Taf. 4 . . . (b).

— Nordische Plankton-Foraminiferen, in: Nordisches Plankton, herausgegeben von K. Brandt, Kiel u. Leipzig 1901, No. 14.

— Die Doppelschalen von Orbitolites und andere Foraminiferen vom entwickelungsmechanischen Standpunkt aus betrachtet, in: Arch. Protistenkunde, Bd. 1, 1902, p. 193—296, Taf. 7 u. 8, 17 Textfig. . . . (a).

— Zur Mechanik des Gastrulationsvorganges, insbesondere der Invagination, in: Arch. Entwickelungsmech., Bd. 14, 1902, p. 401—476, Taf. 26, 30 Textfig. . . . (b).

Riecke, E., Lehrbuch der Experimentalphysik, Leipzig 1896, Bd. 1 u. 2.

Roux, W., Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo. II. Ueber die Entwickelung der Froscheier bei Aufhebung der richtenden Wirkung der Schwere, in: Breslauer ärztliche Zeitschrift vom 22. März 1884, p. 1—16.

— Gesammelte Abhandlungen über Entwickelungsmechanik der Organismen, 2 Bde., Leipzig 1895.

— Ueber die Selbstordnung (Cytotaxis) sich „berührender“ Furchungszellen des Frosches durch Zellenzusammenfügung, Zellentrennung und Zellengleiten, in: Arch. Entwickelungsmech., Bd. 3, 1896, p. 381—468, Taf. 21 u. 22, 27 Textfig. . . . (a).

— Ueber die Bedeutung geringer Verschiedenheiten der relativen Größe der Furchungszellen für den Charakter des Furchungsschemas etc., in: Arch. Entwickelungsmech., Bd. 4, 1896 p. 1—64, 44 Textfig. . . . (b).

— Berichtigungen zu O. Schultze's jüngstem Aufsatz über die Bedeutung der Schwerkraft für die Entwickelung des tierischen Embryo und anderes, in: Arch. Entwickelungsmech., Bd. 10, 1900, p. 244—255.

Schaudinn, F., Die Fortpflanzung der Foraminiferen und eine neue Art der Kernvermehrung, in: Biol. Centralbl., Bd. 14, 1894, p. 161—166.

— Untersuchungen an Foraminiferen. 1) Calcituba polymorpha Roboz, in: Z. wiss. Zool., Bd. 59, 1895, p. 191—232, Taf. 14—15. (Auch als Dissertation, Berlin 1894.)

— Heliozoa, in: Das Tierreich, Probelieferung, Berlin 1896, 24 pp.

— Untersuchungen über den Generationswechsel von Trichosphaerium sieboldi Schw., in: Anhang zu Abh. Akad. Berlin, 1899, 93 pp., 6 Taf.

— Studien über krankheitserregende Protozoen. II. Plasmodium vivax (Grassi u. Feletti) der Erreger des Tertianfiebers beim Menschen, in: Arb. Kais. Gesundheitsamt, Bd. 19, 1902, p. 169—250, Taf. 4—6.

Schenk, F., Ueber den Aggregatzustand der lebenden Substanz besonders des Muskels in: Arch. ges. Physiol. Bd. 81, 1900, p. 584—594.

SCHEWIAKOFF, W., Ueber karyokinetische Kernteilung bei Euglypha alveolata, in: Morphol. Jahrb., Bd. 13, 1888, p. 193—258, Taf. 6 u. 7.
SCHLUMBERGER, C., Note sur le genre Adelosina, in: Bull. Soc. Zool. France, T. 11, 1886, p. 91—104, 9 Textfig. u. Taf. 16.
— Révision des Biloculines des grands fonds, in: Mém. Soc. Zool. France, T. 4, 1891, p. 155—191.
— Monographie des Miliolidées du golfe de Marseille, in: Mém. Soc. Zool. France, T. 6, 1893, p. 57—80, Taf. 1—4.
SIDDALL, J. D., On Shepheardella an undescribed type of marine Rhizopoda, in: Quart. J. Micr. Soc., Vol. 20, 1880, p. 130—145.
SILVESTRI, A., Foraminiferi pliocenici della provincia di Siena (Parte II), in Mem. Acc. Lincei, Vol. 15, 1899, p. 155—381, Taf. 1—6.
VERWORN, M., Biologische Protistenstudien, in: Zschr. wiss. Zool., Bd. 46, 1888, p. 455—470, Taf. 23.
— Die Bewegung der lebendigen Substanz, Jena 1892.
— Allgemeine Physiologie, 3. Aufl., Jena 1901.
— Die Biogenhypothese. Eine kritisch-experimentelle Studie über die Vorgänge in der lebendigen Substanz, Jena 1903.
WHATMOUGH, W. H., Eine neue Methode zur Bestimmung von Oberflächenspannungen von Flüssigkeiten, in: Zeitschr. physik. Chemie, Bd. 39, 1901, p. 129—193.
WIEDEMANN, E., u. EBERT, H., Physikalisches Praktikum mit besonderer Berücksichtigung der physikalisch-chemischen Methoden, Braunschweig 1899.
WILSON, E. B., The cell-lineage of Nereis, J. Morphol., Vol. 6, 1892, p. 361.
— The cell in development and inheritance, 2. edit. New-York 1900.
— Experimental studies in cytology, in: Arch. Entwickelungsmech., Bd. 12, 1901, p. 529—596, Taf. 11—17 u. 12 Textfig., und Bd. 13, 1901, p. 353—395.
WÜLLNER A., Lehrbuch der Experimentalphysik, 1. Bd., Allgemeine Physik u. Akustik, Leipzig 1895.

Tafelerklärung.

Die Photogramme, welche Retouche erfahren haben, sind mit * bezeichnet.

Fig. 1. Discorbina bertheloti var. baconica HANTKEN, von der Unterseite. Die Randwinkel treten in der Photographie scharf genug hervor, um auf die p. 187 genannte Art ihre Gleichheit erkennen zu lassen. Vergr.: 50/1.

Fig. 2. Discorbina vesicularis (LAM.), von der Unterseite; auch hier läßt sich auf die genannte Weise die Gleichheit der Randwinkel erkennen. Vergr.: 50/1.

Fig. 3. Ein regeneriertes Exemplar von Orbitolites complanata (LAM.). Das in der Mitte erkennbare Bruchstück, von dem aus die Regeneration stattgefunden hat, besitzt keine Embryonalkammer. Im übrigen cf. p. 232. Vergr.: ca. 50/1.

Fig. 4—8. Quecksilberoxydulchromat-Gehäuse in verschiedenen Gestaltungsformen. Vergr.: 5/1.

*Fig. 4. Tolypammina-artig.

Fig. 5. In Teilung begriffen; in der Mitte sieht man den Wachstumsstreifen, aus welchem das Quecksilber hervorschimmert.

*Fig 6a—c. Verschiedene Segmentierungen. (Man vergleiche hierzu Hyperammina subnodosa im Text p. 280.)

Fig. 7. Turitellopsis-artig gewunden. (Vergl. hierzu Fig. 103 im Text p. 284.)

Fig. 8. Virgulina subsquamosa Egger. Vergr.: 40/1. Man wird hier unschwer erkennen, daß die erste an die Embryonalkammer anstoßende Kammer andere Randwinkel besitzt als die späteren Kammern, offenbar weil sie schon innerhalb des Muttertieres abgeschieden worden ist. (Vergl. Fig. 83 u. p. 254.)

Fig. 9—17. Quecksilberoxydulchromat-Gehäuse. Vergr.: 5/1.

Fig. 9. Spiralisch gewunden; man sieht die Quecksilberkuppe am Wachstumsende.

Fig. 10. Turitellopsis-artig gewunden.

Fig. 11. Neigung zur spiralen Einrollung. (Man vergl. hierzu Psammonyx Fig. 100.)

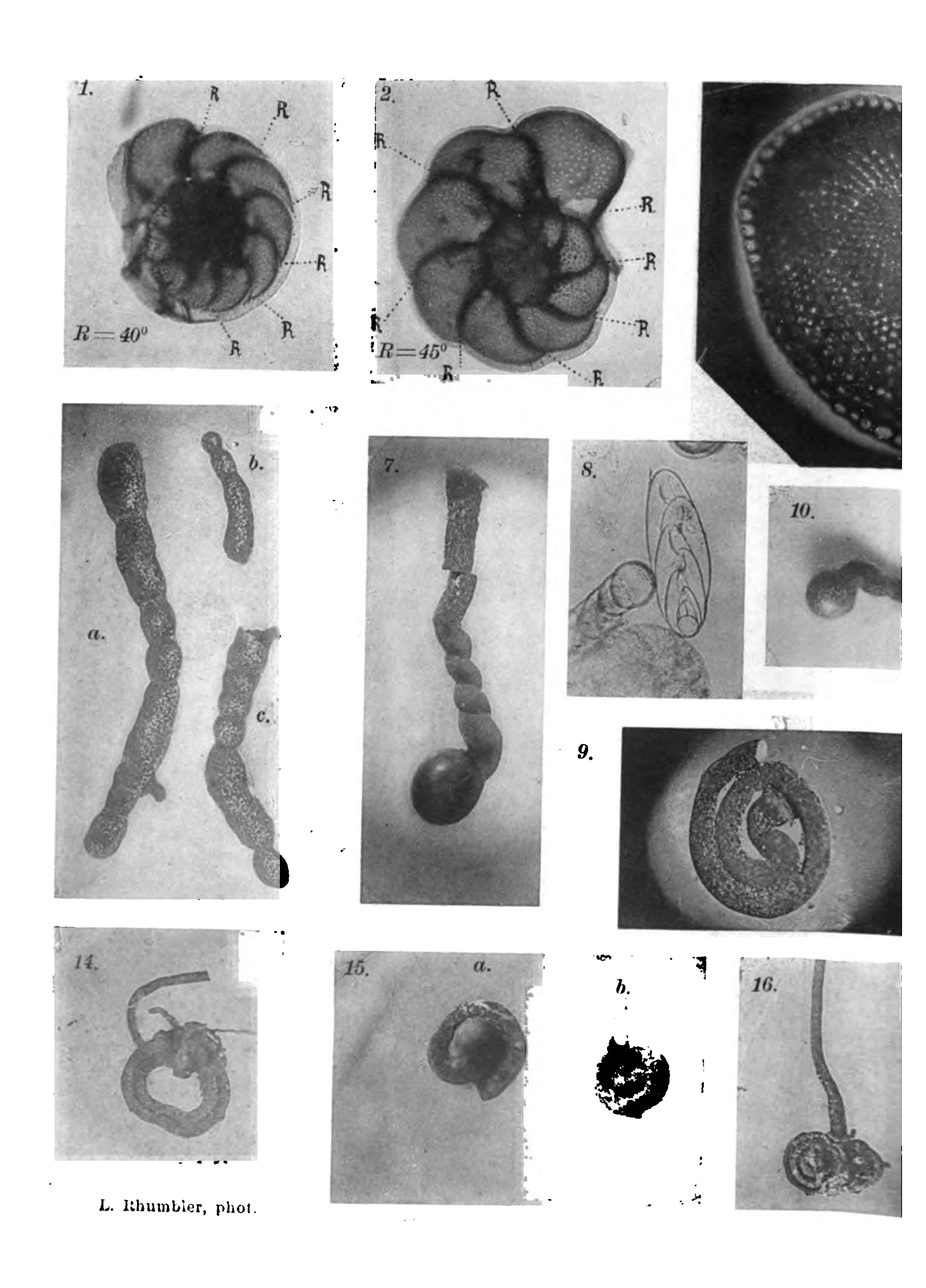
Fig. 12—14. Formen, wie sie bei der Foraminifere Tolypammina vagans Brady vorkommen. (Man vergl. hierzu Fig. 97, p. 281.)

Fig. 15. Anfang einer eng geschlossenen Spirale. a) Planospirale Windung. b) Aehnlich einer Lituotuba proteus. (cf. Fig. 99, p. 282.)

Fig. 16. Bischofsstabförmiges Wachstum, gleichfalls einer Lituotuba (Fig. 99 im Text) ähnelnd.

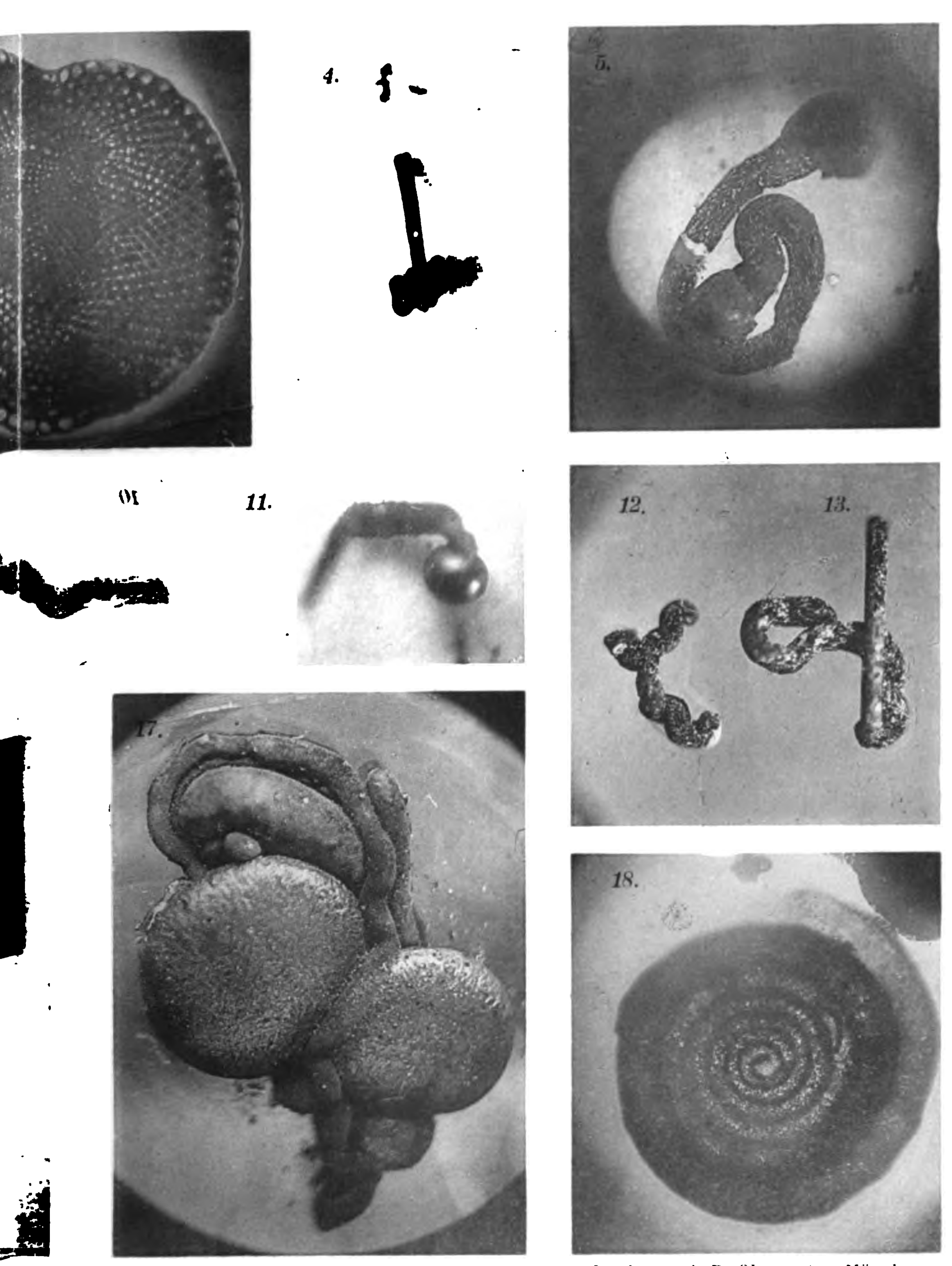
Fig. 17. Einer Tolypammina vagans ähnlich, über größere, durch ihre Schwere abgeplattete (cf. p. 282) Gehäuse hinkriechend.

Fig. 18. Ammodiscus incertus d'Orb. Obgleich die Schalenwand aus kleinen Steinchen zusammengesetzt ist, ist sie durchaus glatt (cf. p. 260). Vergr.: 30/1.



L. Rhumbler, phot.

Verlag von Gus



Crayondruck von J. B. Obernetter, München.

...ter. Fischer in Jena.

Zur Kenntnis der Galvanotaxis.

Von Dr. HANS WALLENGREN,
Docent an der Universität Lund.
(Aus dem physiologischen Institute der Universität Lund.)

Mit 1 Tafel und 9 Textabbildungen.

(Der Redaktion zugegangen am 16. August 1902.)

I. Die anodische Galvanotaxis.

Nachdem HERMANN[1]) an Froschlarven und Fischembryonen 1885 zuerst die taktische Wirkung des galvanischen Stromes beobachtet hatte, sind über die galvanotaktischen Erscheinungen eine Fülle von Untersuchungen sowohl an höheren als an niederen Tieren veröffentlicht worden. Für das Verständnis der allgemeinen Erscheinungen der Galvanotaxis haben die Protozoen wie für so viele andere Probleme der allgemeinen Physiologie ein sehr wichtiges Untersuchungsmaterial geliefert. Durch eine Reihe grundlegender Arbeiten über die Galvanotaxis bei den Protozoen haben vor allem VERWORN und seine Schüler dazu beigetragen, die mit diesen Erscheinungen zusammenhängenden Fragen von allgemeinem Interesse aufzuhellen und zu erklären. So ist während der letzten Decennien die Galvanotaxis bei einer Menge von Rhizopoden, Flagellaten und Ciliaten sehr eingehend untersucht worden.

Schon 1889 konnte VERWORN[2]) in seiner ersten Arbeit die wichtige Thatsache feststellen, daß in der Galvanotaxis, wenigstens bei den Ciliaten, eine polare Erregung vorliegt und daß das PFLÜGER'sche elektropolare Erregungsgesetz keine allgemeine Gültig-

1) Einwirkung galvanischer Ströme auf Organismen. PFLÜGER's Arch., Bd. 37, 1885.

2) Die polare Erregung der Protisten durch den galvanischen Strom. PFLÜGER's Arch., Bd. 45, 1889.

keit für alle lebendige Substanz hat, daß es vielmehr eine Reihe von erregbaren kontraktilen Substanzen giebt, auf welche dasselbe keine Anwendung findet. In ihren späteren Arbeiten haben VERWORN und seine Schüler diese bei der ersten Untersuchung VERWORN's gewonnenen wichtigen Ergebnisse weiter verfolgt und entwickelt. In der letzten Ausgabe der „Allgemeinen Physiologie" [1]) faßt VERWORN unsere Kenntnis von der polaren Wirkung des galvanischen Stromes auf die lebendige Substanz so zusammen: „die primäre Wirkung des konstanten Stromes ist an der Eintrittsstelle (Anode) und an der Austrittsstelle (Kathode) der lebendigen Substanz lokalisiert. Die Art der erregenden Wirkungen bei den verschiedenen Formen der lebendigen Substanz ist an der Kathode und an der Anode bei der Schließung und bei der Oeffnung sehr verschieden, und demnach läßt sich kein allgemein gültiges Gesetz der polaren Erregung für alle lebendige Substanz aufstellen".

Auf freilebende Zellen übt der galvanische Strom infolge der polaren Erregung, wie bekannt, eine bewegungsrichtende Wirkung aus. So gehen die meisten untersuchten Rhizopoden und einige Bakterien nach der Kathode. Die meisten Ciliaten und einige Flagellaten stellen sich ebenfalls gegen die Kathode ein und schwimmen nach dieser. Alle diese Formen sind als kathodisch (negativ) galvanotaktische bezeichnet worden. VERWORN hat aber auch nachgewiesen, daß es andere Protozoen giebt, viele Flagellaten, einige Bakterien und ein ciliates Infusorium, Opalina ranarum, welche sich nach der Anode hin bewegen. Diese werden als anodisch (positiv) galvanotaktisch bezeichnet. Die verschiedene Achseneinstellung und somit verschiedene Bewegungsrichtung dieser verschiedenen Protozoen hat VERWORN auf die verschiedene Art der erregenden Wirkungen des galvanischen Stromes zurückgeführt. So hat er gezeigt, daß die kathodisch galvanotaktischen Rhizopoden an der Anode kontraktorisch, an der Kathode aber expansorisch erregt werden. Aehnliche Erregungsverhältnisse hat LUDLOFF [2]) zuerst bei Paramaecium und PEARL [3]) danach bei einigen anderen Ciliaten, Colpidium, Oxytricha, Stentor, Spirostomum und anderen nachgewiesen. In allen diesen Fällen ist also das PFLÜGER'sche Gesetz nicht gültig.

1) Dritte Aufl., 1901, p. 441.

2) Untersuchungen über den Galvanotropismus. PFLÜGER's Arch., Bd. 59, 1895.

3) Studies on electrotaxis. I. On the reactions of certain infusoria to the electr. etc. The Amer. Journ. of Physiol., Vol. 4, 1901.

Während die polaren Erregungserscheinungen bei den kathodisch galvanotaktischen Formen sehr eingehend untersucht worden sind, liegen hinsichtlich dieser Erscheinungen bei den anodisch galvanotaktischen Protozoen so gut wie keine Beobachtungen vor. Die Vorstellungen, welche man sich über die polare Erregung dieser Formen gemacht hat, sind mehr aus Beobachtungen an den kathodisch galvanotaktischen als aus Untersuchungen an den anodisch galvanotaktischen Formen selbst hervorgegangen [1]). So sprach VERWORN [2]) schon in seiner Arbeit 1890 die Vermutung aus, daß man nach Analogie des Verhältnisses zwischen negativer Galvanotaxis und Anodenschließungserregung folgern müßte, daß die positive Galvanotaxis auf einer Kathodenschließungserregung beruht. Zwar war es dem Verf. noch nicht gelungen, die Kathodenerregung bei den anodisch galvanotaktischen Formen experimentell nachzuweisen; da er aber bei einer späteren Untersuchung [3]) beobachtete, wie bei Schließung eines starken Stromes der kathodische Rand bei *Opalina ranarum* zuerst heller und stärker lichtbrechend wurde, indem das körnige Protoplasma und die Zellkerne vom Rand mehr und mehr zurückwichen, wie die Wimpern zerstört wurden und das Protoplasma auf der Kathodenseite zuletzt körnig zerfiel, so erblickte er natürlich in diesem Verhalten einen Beweis für seine schon früher ausgesprochene Vermutung. *Die positive Galvanotaxis ist also nach der jetzt herrschenden Auffassung im Gegensatz zu der negativen Galvanotaxis auf eine kontraktorische Erregung der Kathodenseite zurückzuführen, und es würde demnach bei allen anodisch galvanotaktischen Protozoen das PFLÜGER'sche Erregungsgesetz Gültigkeit haben.*

1) Nachdem das Manuskript dieser Abhandlung schon der Redaktion dieser Zeitschrift zugesandt war, ist eine Arbeit von R. KÖLSCH über die Zerfließungserscheinungen der ciliaten Infusorien (Zoolog. Jahrb., Bd. 16, 1902, p. 408) erschienen, in welcher der Verf. auch einige Notizen über die Einwirkung des galvanischen Stromes auf *Opalina ranarum* mitteilt. Durch die Untersuchungen KÖLSCH's wird hinsichtlich der vorliegenden Fragen nur wenig neues über das, was schon durch die Untersuchungen VERWORN's bekannt ist, beigebracht. KÖLSCH bestätigt die Angaben VERWORN's, daß *Opalina* anodisch-galvanotaktisch ist, hat aber außerdem beobachtet, daß die Cilienstellung bei axialer Einstellung dieselbe wie bei *Paramaecium* ist.

2) l. c. p. 301.

3) PFLÜGER's Arch., Bd. 62, 1896, p. 444—445.

Die anodische Galvanotaxis bei Opalina ranarum.

Unter den jetzt bekannten anodisch galvanotaktischen Protozoen ist Opalina ranarum ohne Zweifel dasjenige, welches zum Studium der mit dieser Galvanotaxis in Zusammenhang stehenden Erscheinungen am besten geeignet ist. Die Flagellaten sind bekanntlich alle verhältnismäßig klein und infolgedessen der direkten Beobachtung nicht leicht zugänglich. Opalina aber ist, wie bekannt, ein großes Infusorium, das eine Länge von 0,6—0,7 mm erreicht und mit langen, dichtstehenden Wimpern bedeckt ist. Man kann sich ferner immer leicht ein reichliches Untersuchungsmaterial von dieser Art verschaffen, da sie ganz konstant bei Rana temporaria im Rectum massenhaft zu finden ist. Daher habe ich für die vorliegende Untersuchung über die anodische Galvanotaxis Opalina ranarum als Untersuchungsobjekt benutzt.

Bevor ich zur Mitteilung meiner experimentellen Untersuchungen übergehe, scheint es mir indessen nötig, einige Notizen über den Bau der Opalina ranarum und ihre Bewegungsart zu geben, soweit sie für das Verständnis der anodischen Galvanotaxis wichtig sind.

Die allgemeine Körperform und die Bewimperung der Opalina ranarum.

Dieses große holotriche Infusor ist bekanntlich scheibenförmig, aber von sehr wechselnder Breite und Körperform. Einige Individuen sind sehr breit, andere schmäler. Das hängt davon ab, ob das Infusorium sich kurz vorher geteilt hat oder nicht. Im ersteren Falle ist der Körper schmäler und schlanker, im letzteren breiter. Das vordere Ende ist gewöhnlich stumpf zugespitzt oder schräg abgestutzt, das hintere entweder breit abgerundet oder schmäler, mehr oder weniger zugespitzt. Diese letztere Form des hinteren Körperendes ist ebenfalls eine Folge des Teilungsprozesses. Der Körper der Opalina ranarum ist aber gewöhnlich nicht ganz bilateral symmetrisch. Bisweilen ist der Umriß zwar ziemlich regelmäßig oval, aber meistens ist die eine Seite etwas mehr gewölbt als die andere. Mit ZELLER [1]) bezeichne ich den stärker vorgetriebenen Körperrand als den rechten, den anderen als den linken. Diese Bezeichnung ist natürlich ganz willkürlich, denn da Opalina bekannt-

1) Untersuchungen über die Fortpflanzung und die Entwickelung der in unseren Batrachiern schmarotzenden Opalinen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 29, 1877, p. 354.



lich keine Mundöffnung hat, so kann man auch keine bestimmte Bauch- oder Rückenseite unterscheiden. Während ihrer Bewegungen wendet Opalina sowohl die eine wie die andere Breitseite ganz beliebig nach unten. Oft aber, wenn auch nicht immer, schwimmt Opalina so, daß sie den stärker gewölbten Körperrand nach rechts und den anderen nach links wendet. Da ich im folgenden von einer Bauch- und Rückenseite spreche, bezeichne ich damit die in dieser Orientierung nach unten und die nach oben gewendete Breitseite. Am rechten Körperrand findet man gewöhnlich eine kleine Einkerbung, die nahe der Mitte dieser Seite gelegen ist.

Wie bei allen holotrichen Infusorien ist auch bei Opalina die Körperoberfläche gestreift. Die Streifen, welche seichte Furchen vorstellen, verlaufen, wie ZELLER gezeigt hat, auf der sogenannten Rückenfläche ziemlich gestreckt, schräg zur Körperachse, auf der Bauchfläche dagegen in Bogenlinien, von denen die erste und kürzeste an dem rechten Körperrand da liegt, wo die oben erwähnte Einkerbung sich befindet. In diesen Längsfurchen sitzen die Wimpern. Das Wimperkleid ist sehr dicht.

Die normale Bewegung der Opalina.

Opalina ist, wenn man sie aus dem Darm des Frosches genommen und unmittelbar in 0,5-proz. Kochsalzlösung oder in der Darmflüssigkeit auf den Objektträger gebracht hat, in einer beständigen Bewegung. Zwar sieht man oft einzelne Individuen, die an einem Körnchen des Darminhaltes tigmotaktisch eine kurze Weile verhältnismäßig still liegen, niemals habe ich aber Tierchen gesehen, welche durch Tigmotaxis so stark beeinflußt waren, daß die Cilienbewegung des ganzen Körpers zum Stillstand gekommen wäre. Wenn auch langsamer, spielen doch stets die meisten Körperwimpern auch bei den tigmotaktischen Individuen.

Die Schwimmbewegung der Opalinen scheint zwar, wie VERWORN [1]) erwähnt, ganz unregelmäßig wälzend zu sein, jedoch nicht ganz ohne eine bestimmte Richtung. Sie schwimmen nämlich, wenn sie nicht von irgend einem Reiz getroffen werden, immer in einer geraden oder schrägen Linie mit dem einen Körperpole voran, und zwar mit demjenigen, welchen ich als den vorderen bezeichnet habe. In der Flüssigkeit aber, in der man die Tierchen hält, sind immer eine größere oder kleinere Menge sehr kleiner Fremdkörper des Darminhaltes suspendiert. Gegen diese kleinen Körnchen oder Körper-

1) L. c. p. 282.

chen stoßen die Opalinen während ihrer Bewegungen immerfort an, und dadurch werden motorische Reflexe ausgelöst, die die Infusorien zwingen, ihre Schwimmbahnen unaufhörlich zu ändern. Ferner ist es natürlich auch möglich, daß Opalinen infolge innerer Inpulse ohne sichtbare äußere Veranlassung Aenderungen in ihrer Bewegungsrichtung erfahren. Alle diese Verhältnisse bewirken, daß die Schwimmbewegungen der Opalinen sehr unregelmäßig erscheinen. Bringt man aber eine Opaline in reine Kochsalzlösung, wo keine Fremdkörper vorhanden sind, so kann man sehr leicht beobachten, wie die Infusorien ziemlich lange in gerader Linie vorwärts schwimmen können.

Verfolgt man unter dem Präpariermikroskop eine Anzahl in ein Glasnäpfchen oder Urschälchen übergeführter Opalinen, so sieht man, wie einige am Boden liegen und sich langsam um ihre Dorsoventralachse nach links oder rechts drehen, andere schwimmen in kurzen Bogenlinien umher, viele bewegen sich mehr geradlinig vorwärts, am Boden entlang gleitend. Diese lenken aber sehr oft nach links oder rechts in einem Winkel von 90° oder weniger Graden ab und setzen ihre Bewegung in dieser Richtung fort oder sie drehen sich um 180° und bewegen sich in entgegengesetzter Richtung weiter, oder schließlich können sie sogar einen vollen Kreis beschreiben, um danach ihre alte Schwimmbahn fortzusetzen. Diese Drehungen sind, wie soeben erwähnt wurde, oft dadurch hervorgerufen, daß die Opalinen während ihrer Schwimmbewegung gegen Fremdkörper stoßen, so daß sie mechanisch gereizt werden und infolgedessen von ihrer Schwimmbahn durch veränderte Cilienbewegung abweichen.

Bei dem Vorwärtsschwimmen gleitet Opalina teils am Boden entlang und wendet eine ihrer Breitseiten nach unten, teils dreht sie sich um ihre Längsachse und wälzt sich so vorwärts. Diese verschiedenen Bewegungsarten wechseln immer miteinander ab. So gleitet Opalina ein Stückchen am Boden entlang und fängt dann plötzlich an, sich um ihre Längsachse zu drehen, um nach einer Weile wieder zu gleiten u. s. f.

Wie bei den sämtlichen Ciliaten sind auch bei den Opalinen die Wimpern die einzigen Bewegungsorgane, und durch ihre Schlagbewegungen allein wird das Schwimmen des ganzen Zellkörpers bewirkt. — Mit VERWORN [1]) kann man in den Bewegungen der Wim-

1) VERWORN, Studien zur Physiologie der Flimmerbewegung. PFLÜG. Arch., Bd. 48, 1890, p. 162. — VERWORN, Allgemeine Physiologie, 3. Aufl., p. 260—262.

pern zwei Phasen, die progressive und regressive oder eine Kontraktionsphase und eine Expansionsphase, unterscheiden. Die Kontraktion der Cilien in einer Wimperreihe fängt immer, wenn das Infusorium nicht gereizt ist, mit der ersten vorderen Wimper an, nachdem diese in Kontraktionsphase eingetreten ist, fängt die zweite an sich zu kontrahieren, und danach die dritte u. s. w. der ganzen Reihe entlang. Die in gleicher Höhe auf den verschiedenen Reihen sitzenden Wimpern gehen gleichzeitig in die Kontraktionsphase über. Infolge dieser synchronen Bewegungen der gleich gelegenen Wimpern in den verschiedenen Reihen und infolge der Metachronie der Kontraktionen in derselben Reihe entstehen die äußerst regelmäßigen Wimperwellen, welche man bei Opalina ranarum vielleicht deutlicher als bei irgend einem anderen Infusor über das Wimperkleid hinweglaufen sehen kann. Auch bei der schwachen Vergrößerung des Präpariermikroskopes sieht man, wie die Wimperwellen am Vorderende des Körpers entstehen und nach hinten fortlaufen. Oft habe ich auf ein Mal über 20 solche Kontraktionswellen beobachtet,

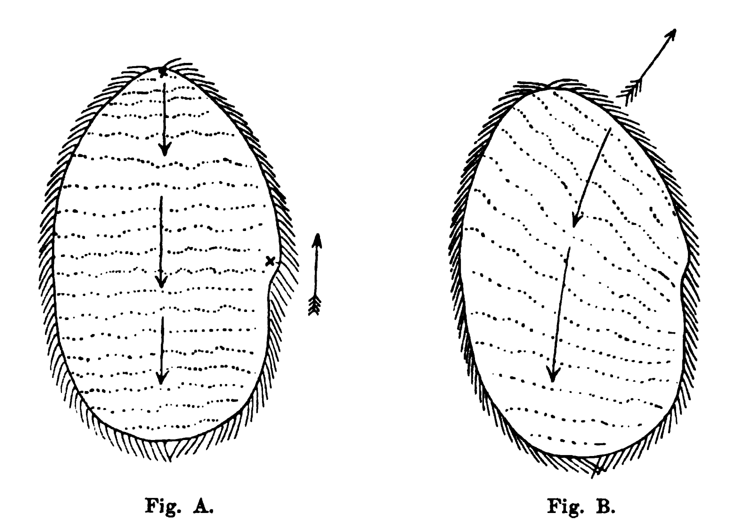


Fig. A. Fig. B.

Fig. A. Opalina ranarum, von der Rückenseite gesehen. Die Wimperwellen sind mit punktierten Linien bezeichnet und gehen in der Richtung der Pfeile.
Fig. B = Fig. A. Die Wimperwellen gehen schräg von vorn.

die sämtlich schnell nach hinten liefen. Da ferner die Wimpern mit viel größerer Energie in den Kontraktionsphasen nach hinten schlagen als in den Expansionsphasen nach vorn, so muß natürlich der motorische Effekt sämtlicher Wimpern den Körper vorwärtstreiben. Je schneller die Kontraktionswellen über das Wimperkleid hinweg-

laufen, je schneller wird auch die Opalina vorwärtsgetrieben. Ziehen die Wellen vom vorderen Körperpole gerade nach dem hinteren, so schwimmt das Tierchen geradlinig nach vorn (Fig. A). Oft sieht man aber, daß die Wellen nicht in so regelmäßig geraden Linien von vorn nach hinten gehen, sondern am vorderen Körperpol mehr schräg von rechts nach links laufen (Fig. B). Dann schwimmt auch Opalina natürlich vorwärts schräg nach rechts, wie der Pfeil in Fig. B angiebt. Verlaufen die Wellen auf der einen Breitseite noch schräger, so dreht sich der Körper beim Vorwärtsschwimmen um seine Längsachse.

Wie schon erwähnt ist, schwimmt Opalina gewöhnlich nur kürzere Strecken geradlinig vorwärts. Unaufhörlich wendet sie sich entweder nach rechts oder nach links und ändert somit ihre Schwimmbahn. Es bleibt also die Frage zu beantworten: wie kommen diese Drehungen zu stande? Verfolgt man die Bewegungen einer Opalina unter dem Präpariermikroskop recht genau, so findet man bald, daß sie sich immer nach einer bestimmten Seite, nach der von mir als die rechte bezeichneten hindreht. Zwar kann sie sich sowohl nach links als nach rechts umdrehen, je nachdem sie die eine oder die andere Breitseite nach unten wendet, aber sie dreht sich doch immer nach der Körperseite, die stärker gewölbt ist. In diesem Zusammenhang muß ich vielleicht hervorheben, daß bei denjenigen Opalinen, die sich vor kurzem und wiederholt geteilt haben, diese Seite, anstatt vorgebuchtet zu sein, oft ziemlich stark konkav ist. Bei der Beurteilung der Drehungen der Opalinen darf man sich von diesem Umstand nicht täuschen lassen. Stets aber kann man bei der Beobachtung unter dem Präpariermikroskop mit voller Bestimmtheit feststellen, daß Opalina bei einem Reiz, mag er von äußeren oder inneren Bedingungen hervorgerufen worden sein, sich immer gegen die eine, die sogenannte rechte Seite umdreht.

Diese Beobachtungen an Opalina stehen in vollem Einklang mit den von Jennings[1]) an verschiedenen anderen Formen gemachten Befunden. Jennings hat gezeigt, daß eine große Anzahl von Infusorien bei einem mechanischen oder chemischen Reiz sich immer nach einer bestimmten Seite drehte. So drehen sich Paramaecium, Colpidium, Loxodes und Spirostomum gegen

1) Studies on reactions to stimuli in unicellular organisms. V. On the movements and motor reflexes of the Flagellata and Ciliata. The Amer. Journ. of Physiol., Vol. 3, 1900.

die aborale Seite, Loxophyllum und Dileptus gegen die orale, Stentor, Bursaria und die Hypotrichen gegen die rechte Seite. Ueber den Mechanismus, der diese Formen nach ihren bestimmten Richtungen dreht, hat JENNINGS aber sich nicht näher geäußert. Er hebt nur im allgemeinen hervor, daß die verschiedenen Drehungsrichtungen bei diesen Formen von morphologischen und funktionellen Verschiedenheiten in ihren Bewegungsorganen und von Verschiedenheiten in ihrer Körperform abhängig sind. Es ist aber wichtig, bei Opalina einmal diesen Drehungsmechanismus etwas näher zu analysieren, da er, wie wir später finden werden, von allergrößter Bedeutung für das Zustandekommen der anodischen Galvanotaxis ist. Zunächst zeigt sich, daß die Körperform der Opalina keine Bedeutung für die Drehungsrichtung haben kann, da ja Opalina sich unter allen Umständen gegen die mehr vorgewölbte Seite hin dreht. Wir müssen also die Ursache in einer irgendwie veränderten Schlagbewegung gewisser Wimpern suchen.

In der That sieht man schon bei einer Prüfung mit verhältnismäßig schwacher Vergrößerung (LEITZ, Objekt. No. 5), wie an der rechten Seite der vorderen Körperhälfte die Wimperwellen in einer ganz anderen Richtung verlaufen, sobald Opalina mechanisch gereizt wird, oder sobald sie eine Drehung macht (Fig. C). Auf dem Teil der rechten Seite, der vor der kleinen Einbuchtung gelegen ist, laufen sie nämlich im halbkreisförmigen Bogen von hinten nach vorn. Diese Wellen erstrecken sich nicht über die ganze Breitseite des Körpers wie die gewöhnlichen nach hinten gehenden, sondern enden ungefähr in der Mitte. Am vorderen Körperende gehen sie in die rückwärts verlaufenden Wellen über. Auf diese Weise fangen also bei den gereizten Individuen die Wimperwellen etwa vor oder an der Mitte der rechten Körperseite an, gehen nach vorn, biegen am vorderen Körperpole um und setzen sich nach hinten fort, wie die Pfeile in Fig. C es anzeigen. Bei einem Reiz, der das vordere Körperende trifft, schlagen also die Cilien auf der vorderen rechten Körperseite kräftig expansorisch nach vorn aus, und

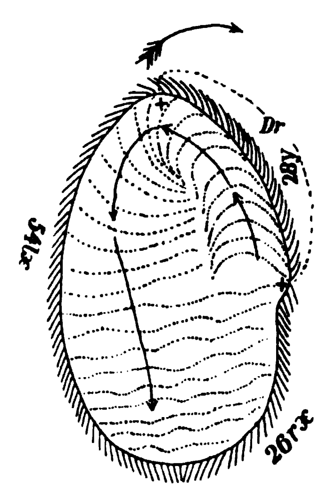


Fig. C. Opalina ranarum. *Dr* die Drehungswimpern.

hierbei entstehen ebenso regelmäßige Wellen wie bei den normalen kontraktorischen Wimperbewegungen, nur darin abweichend, daß sie in entgegengesetzter Richtung gehen wie die Kontraktionswellen. Diese expansorisch schlagenden Wimpern nenne ich Drehungswimpern (Fig. C *Dr*). Offenbar sind sie für alle Reize viel empfindlicher als die übrigen Wimpern des Körpers und schlagen schon bei so schwacher Reizung kräftig nach vorn, wie sie für die anderen Wimpern noch gar nicht wirksam ist.

Bei der normalen Vorwärtsbewegung der Opalina ist natürlich die Schlagbewegung der Wimpern auf den beiden Seiten des Körpers von demselben motorischen Effekt, und infolgedessen bewegt sich auch Opalina ziemlich geradlinig vorwärts. Um die Aenderungen in dem motorischen Effekt, welche bei verschiedenen Gelegenheiten durch Veränderungen in der Schlagbewegung der Wimpern auf der einen oder anderen Seite entstehen können, kurz und übersichtlich auszudrücken, will ich den motorischen Effekt jeder kontraktorisch schlagenden Wimper mit x bezeichnen, den Effekt einer rechten Seitenwimper mit rx und den einer linken mit lx. Ferner nehmen wir an, daß auf jeder Seite 54 Wimpern vorhanden sind und daß von diesen auf der rechten Seite 28 als Drehungswimpern wirken[1]). Da Opalina unbeeinflußt geradlinig vorwärts schwimmt, so muß selbstverständlich, wie erwähnt, der motorische Effekt der Wimpern auf den beiden Seiten gleich sein, also durch die Formel $54\ rx = 54\ lx$ ausgedrückt werden. Wird aber Opalina gereizt, so ändert sich dieses Verhältnis sofort. Auf der Vorderhälfte der rechten Seite sitzen die Drehungswimpern, und sie gehen, wie erwähnt, in stärkere Expansionsschwingungen über. Anstatt einen motorischen Effekt x zu entwickeln, wirken jetzt ihre Expansionsschläge im entgegengesetzten Sinne. Da bei den gereizten Opalinen über die expansorisch erregten Wimpern kräftige Wellen schnell nach vorn gehen, ist es klar, daß die Energie des expansorischen Wimperschlages die des kontraktorischen überwiegen muß.

Den motorischen Effekt dieser Wimpern, der im Sinne ihres Expansionsschlages wirkt, bezeichne ich mit y und den von sämtlichen Drehungswimpern entwickelten motorischen Effekt demnach

1) Natürlich sind sowohl von den gewöhnlichen als von den Drehungswimpern eine viel größere Menge vorhanden. Für unseren Zweck ist es aber gleichgiltig, wie viele es sind, wenn wir nur das richtige Verhältnis zwischen den verschiedenen Wimpern getroffen haben und das glaube ich, geben die angeführten Zahlen an. Uebrigens ist es auch übersichtlicher, mit kleineren als mit größeren Zahlen zu operieren.



mit 28 y. Bei der gereizten Opalina wirken die Faktoren 28 y und 54 lx deutlich als eine nach rechts drehende Kraft, während der Faktor 26 rx im entgegengesetzten Sinne wirkt (Fig. C). Offenbar ist aber (28 y + 54 lx) viel größer als 26 rx, daher muß auch Opalina nach rechts drehen. Je heftiger der Reiz war, von welchem Opalina getroffen wurde, um so größer wird auch die Energie, welche von den Expansionswimpern entwickelt wird, und um so größer somit auch der Faktor y. Die nach rechts drehende Kraft wird gleichzeitig hiermit selbstverständlich ebenfalls größer. Somit wird Opalina teils schneller nach rechts getrieben, teils muß sie eine viel umfangreichere Drehung ausführen. Ist der Reiz ziemlich stark gewesen, so kann Opalina auf einmal einen ganzen Kreis beschreiben, oder die Expansionsschwingungen der Drehungswimpern können eine längere Zeit fortschlagen, so daß Opalina infolgedessen, auf derselben Stelle liegend, sich immerfort um ihre Dorsoventralachse dreht. Gewöhnlich schlagen die Drehungswimpern nur einigemal expansorisch aus und zwingen somit Opalina, nur um einige Grade aus ihrer Schwimmbahn abzuweichen, sehr oft aber gehen mehrere Expansionswellen über die Drehungswimpern hin, so daß sich Opalina etwa um 180° dreht und so in entgegengesetzter Richtung fortschwimmt.

Die hier mitgeteilten Thatsachen sind, wie sich im folgenden zeigen wird, von größter Bedeutung für das Verständnis der anodischen Galvanotaxis, denn wir haben in der Bewegungsart dieser Drehungswimpern die Lösung der wichtigen Frage zu suchen, auf welche Weise Opalina sich gegen die Anode einstellen und auf diese hin schwimmen muß.

Ich fasse daher die oben erwähnten Ergebnisse noch einmal kurz zusammen: Opalina dreht sich bei Reizung immer nach einer bestimmten und zwar der sogenannten rechten Seite. Diese Drehungen werden hauptsächlich durch Expansionsschläge der Drehungswimpern bewirkt, welche auf dem vorderen Teil der rechten Seite gelegen sind.

Einwirkung des galvanischen Stromes auf die Bewegungsrichtung der Opalina.

Methodisches.

Die von mir verwendete Versuchsanordnung ist dieselbe, welche von früheren Verfassern bei Untersuchungen über die galvanotak-

tischen Erscheinungen schon angegeben ist. In ein Mikroaquarium, dessen zwei kürzere gegenübergelegene Wände von porösem Thon und dessen zwei längere aus Kolophoniumwachskitt hergestellt waren, wurden die Opalinen entweder in 0,5-proz. Kochsalzlösung, in Blutserum von Fröschen oder in die aus dem Rectum stammende Flüssigkeit gebracht. Die beiden Thonleisten lagen 1,5 cm entfernt voneinander. Mit 2 unpolarisierbaren Elektroden aus plastischem Thon, welche an die gebrannten Thonleisten angelegt wurden, konnte der konstante Strom durch die Flüssigkeit geleitet werden. In den Stromkreis war ein Galvanometer, ein Stöpselrheostat, eine POHL'sche Wippe und ein Schlüssel eingeschaltet. Das Galvanometer, vom System DEPREZ D'ARSONVAL, in 0,01 MA geteilt, war von dem Instrumentenmacher des hiesigen Instituts, cand. H. SANDSTRÖM, verfertigt. Als Stromquelle benutzte ich Trockenelemente mit einer Spannung von 1,5 V. Ihre Zahl konnte ich je nach Bedarf bis zu 8 variieren. Wünschte ich einen noch stärkeren Strom, als diese Trockenelemente liefern konnten, so stand die Lichtleitung des Instituts mit einer Spannung von 110 V. zu meiner Verfügung. Bei der Anwendung dieser Kraftquelle wurde vor dem Galvanometer ein Schuntrheostat eingeschaltet.

Die Untersuchungen über die galvanotaktischen Erscheinungen bei Opalina wurden teilweise in dem schon beschriebenen Mikroaquarium unter dem Präpariermikroskop gemacht. Da es aber mit dieser Anordnung nicht möglich war, stärkere Vergrößerung anzuwenden, so mußte ich auch unter einem zusammengesetzten Mikroskop arbeiten. Zu diesem Zwecke brachte ich einen Flüssigkeitstropfen mit Opalinen auf einen Objektträger und legte darüber ein mit Wachsfüßchen gestütztes Deckglas. An den beiden Enden des Deckglases wurde ein mit 0,5-proz. Kochsalzlösung befeuchteter Streifen von Fließpapier angebracht, an welchen die unpolarisierbaren Thonelektroden angelegt wurden. Da die zwischen dem Objektträger und dem Deckglas eingeschlossene Flüssigkeitsschicht sehr dünn war (ca. 1 mm), war es nötig, um dieselbe Stromstärke wie im Mikroaquarium zu erhalten, einen Strom mit viel größerer Spannung zu benutzen. Es zeigte sich aber gleich, daß die Tierchen unter dem Deckglas bei demselben Ausschlag des Galvanometers viel stärker reagierten als im Mikroaquarium, wo die Flüssigkeitssäule höher war. Diese Erscheinung beruht offenbar darauf, daß in der dünnen Wasserschicht unter dem Deckglas die Stromdichtigkeit viel größer ist als in der viel mächtigeren Wasserschicht des Mikroaquariums.

Die Zahlen des Galvanometers müssen natürlich auch in diesen beiden Fällen eine ganz andere Bedeutung haben.

Opalina zeigte dasselbe Verhalten gegen den galvanischen Strom sowohl in 0,5-proz. Kochsalzlösung wie in Blutserum, wie in der Flüssigkeit aus dem Rectum.

Das Verhalten der Opalina bei schwächeren und mittelstarken Strömen (0,02—1 MA).

Hat man einige unmittelbar dem Rectum eines Frosches entnommene Opalinen in 0,5-proz. Kochsalzlösung in das Mikroaquarium gebracht, das Präparat unter dem Präpariermikroskop eingestellt und die beiden Thonelektroden angelegt, so sieht man, wie die Opalinen wie gewöhnlich herumschwimmen und in der ganzen Wassermenge gleichförmig verteilt sind. Schließt man jetzt den Strom, nachdem so viel Widerstand eingeschaltet ist, daß die Stromstärke nur 0,05 MA beträgt, so sieht man gleich beim Schließen des Stromes, daß die meisten Infusorien sich mit ihrem vorderen Körperpol nach der Anode einstellen und langsam dorthin schwimmen. Ihre Schwimmbewegung ist die gewöhnliche, teils gleiten sie am Boden entlang, teils bewegen sie sich unter Drehungen um ihre Längsachse wälzend vorwärts. Ihre Schwimmbahn ist aber noch sehr unregelmäßig. Verfolgt man ein bestimmtes Individuum auf seinem Wege von der Kathode nach der Anode, so sieht man, wie es unaufhörlich größere oder kleinere Abweichungen von seiner Schwimmbahn macht und sich oft um seine Dorsoventralachse dreht, um danach seinen Weg nach der Anode wieder fortzusetzen (Fig. D).

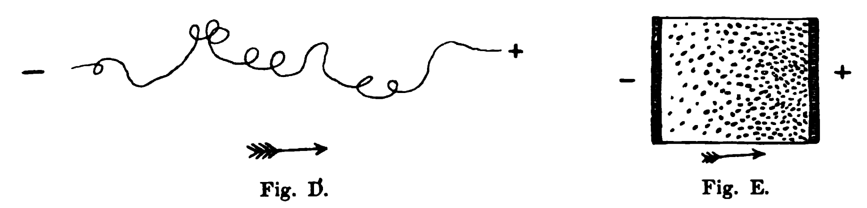


Fig. D. Fig. E.

Fig. D. Die Schwimmbahn der Opalina ranarum bei einer Stromstärke von 0,06 M.A.

Fig. E. Das Verhalten der Opalina ranarum bei einer Stromstärke von 0,05 MA.

Ungefähr nach einer Minute sind, wie Fig. E zeigt, die meisten Opalinen in der Anodenhälfte des Aquariums versammelt, eine Menge hält sich hier nahe der Anodenwand auf, während keine an der entgegengesetzten Wand, der Kathode, zu beobachten sind, obwohl viele

Individuen noch in der Kathodenhälfte herumschwimmen. Wird die Wippe umgelegt, so fangen die Opalinen gleich an, nach der neuen Anode zu wandern und sind nach ungefähr einer Minute wieder in der neuen Anodenhälfte versammelt.

Schon bei einem viel schwächeren Strom reagieren die meisten Opalinen eben merklich, aber es dauert ziemlich lange, bis sie in die Anodenhälfte des Aquariums hinübergekommen sind. Bei einer Stromstärke von 0,02 MA kann man nämlich beobachten, wie die Opalinen, die sich in der unmittelbaren Nähe der Kathodenleiste befinden, davon fortschwimmen. Nach ungefähr 2 Minuten sind bedeutend mehr Tiere in der Anodenhälfte versammelt als in der Kathodenhälfte, eine Menge schwimmen aber von dem Strom ganz unberührt herum. Eine recht deutliche Reaktion zeigen aber die Opalinen erst bei einer Stromstärke von 0,05 MA. Es ist also schwer, die Reizschwelle dieser Infusorien bestimmt anzugeben. Einige Individuen reagieren schon deutlich bei ziemlich schwachen Strömen, andere erst bei bedeutend stärkeren.

Vermindert man jetzt den eingeschalteten Widerstand, so daß man eine Stromstärke von 0,1 MA bekommt, so sieht man, wenn die Opalinen gleichförmig im Aquarium zerstreut sind, daß sie, wie im vorigen Fall, sich gleich mit dem Vorderende des Körpers gegen die Anode einstellen und anfangen, dorthin zu schwimmen. Nach einer Minute schon sind beinahe sämtliche Opalinen in die Anodenhälfte hinübergewandert, nur einzelne Individuen sind noch in der Kathodenhälfte, aber kein einziges mehr in der Nähe der Kathodenleiste zu finden (Fig. F). Bei einem noch stärkeren Strom

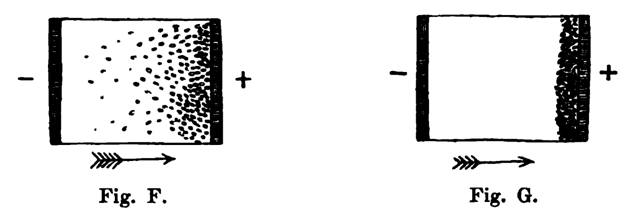


Fig. F. Fig. G.

Fig. F und G = Fig. E. Der Strom ist in Fig. F 0,1 MA, in Fig. G 1 MA stark.

von 0,2—1 MA sind sie schon nach ungefähr 45 Sekunden an der Anodenleiste versammelt und halten sich dort stark zusammengedrängt. Im übrigen Teil des Aquariums sind keine Individuen mehr zu sehen (Fig. G).

Die Schwimmbahn der Opalina hat sich bei diesen etwas stärkeren Strömen ein wenig geändert, indem sie viel geradliniger

geworden ist (Fig. H). Die Infusorien machen nur selten Drehungen um ihre Dorsoventralachse und weichen nicht so oft von ihrer Schwimmrichtung ab, ein Verhalten, das ohne Zweifel darauf beruht, daß der stärkere Strom auch einen stärkeren Reiz auf Opalina

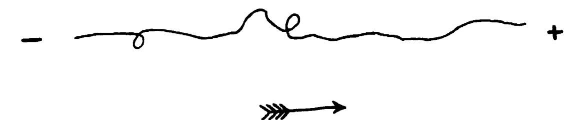


Fig. H. Die Schwimmbahn der Opalina ranarum bei einer Stromstärke von 0,9 MA.

ausübt, so daß die verhältnismäßig schwächeren mechanischen Reize, die Opalina auf ihrem Weg nach der Anode treffen, nicht mehr stark genug sind, um motorische Reflexe auszulösen.

Hauptsächlich infolge dieser mehr geradlinigen Schwimmbahn kommen auch die Infusorien etwas schneller an der Anode an. Ob die eigentliche Schwimmgeschwindigkeit durch den Einfluß des konstanten Stromes von einer gewissen Stärke auch bei Opalina, wie Ludloff[1]) es bei den Paramäcien beobachtet hat, gesteigert wird, darüber kann ich keine genaue Auskunft geben. Es ist dies bei den Opalinen sehr schwer mit völliger Sicherheit festzustellen, da sie nicht wie die Paramäcien in derselben Richtung weiterschwimmen, wenn der Strom geöffnet wird. Opalina steht nämlich bei der Oeffnung des Stromes augenblicklich still, dreht sich um ihre Dorsoventralachse und setzt ihre Bewegung in einer anderen Richtung weiter fort. Das kann ich aber mit voller Bestimmtheit als sicher hinstellen, daß die Schwimmgeschwindigkeit bei dieser Stromintensität nicht verlangsamt wird und daß, wenn überhaupt eine Beschleunigung eintritt, diese nur sehr gering sein kann.

Bei diesen sämtlichen Versuchen sind die Opalinen unmittelbar aus dem Rectum des Frosches entnommen und in 0,5-proz. Kochsalzlösung gebracht. Es ist nämlich immer nötig, nur ganz frische Individuen für die Versuche zu verwenden, da die Opalinen in der Salzlösung bald ihre normale Reizbarkeit verlieren und, wie Verworn[2]) erwähnt, so matt werden, daß sie überhaupt nicht mehr auf den Strom reagieren.

Fasse ich das Ergebnis der beschriebenen Versuche kurz zusammen, so zeigt sich, daß Opalina bei starken und mittel-

1) l. c. p. 534.
2) l. c. Pflüger's Arch., Bd. 46, 1890, p. 282.

starken Strömen, nachdem sie sich mit ihrem vorderen Körperpole gegen die Anode eingestellt hat, nach der Anode schwimmt. Ich kann somit die Beobachtungen und Angaben VERWORN's völlig bestätigen, **daß Opalina anodisch galvanotaktisch ist.** Ferner findet man auch aus den erwähnten Versuchen, daß die Schwimmbahn sich mit zunehmender Stromstärke etwas ändert, so daß sie mehr geradlinig wird, ein Verhalten, das ohne Zweifel von der stärkeren Reizwirkung abhängt, welche stärkere Ströme ausüben. Bei Strömen von einer Stärke bis zu 1 MA werden die Schwimmbewegungen wenigstens nicht verlangsamt, wenn sie auch nicht merklich beschleunigt erscheinen.

Das Verhalten der Opalina bei stärkeren Strömen
(2 oder 3 MA bis zu höherer Stärke).

Die Bewegungsrichtung der Opalina.

Für stärkere Ströme benutzte ich, wie erwähnt, die Lichtleitung des Instituts. Schon vorher habe ich hervorgehoben, daß es nötig ist, wenn man typische Reaktionen wünscht, immer ganz frische Opalinen zu benutzen. Im vorliegenden Fall, wo es gilt, das Verhalten der Opalina bei stärkeren Strömen zu untersuchen, ist dies, wenn möglich, noch viel wichtiger als sonst.

Man bringt also einige frisch ausgenommene Opalinen mit einer genügenden Menge 0,5-proz. Kochsalzlösung in das Mikroaquarium und überzeugt sich, daß sie wie gewöhnlich beim Schließen eines schwächeren Stromes anodisch galvanotaktisch sind. Wird nunmehr der Strom durch Verkleinerung der eingeschalteten Widerstände ein wenig verstärkt, z. B. zu einer Stärke von 2 MA, so sieht man, daß die meisten Individuen beim Schließen des Stromes wie gewöhnlich, wenn auch viel langsamer, nach der Anode schwimmen, daß einzelne aber, anstatt sich nach der Anode einzustellen, sich mit dem vorderen Körperpol gegen die Kathode orientieren und dorthin schwimmen. Verstärkt man den Strom noch mehr bis zu einer Stärke von z. B. 5 MA, so stellen sich beim Schließen beinahe alle Opalinen, oft ebenso regelmäßig wie früher gegen die Anode jetzt gegen die Kathode ein und gehen in normalen Schwimmbahnen dahin (Fig. J). Legt man die Wippe um, wenn die Opalinen sich an der Kathode angesammelt haben, oder wenn sie auf dem Wege dahin sind, so kehren sie wie auf Kommando nach der neuen Kathode um. Beobachtet man das Schwimmen der jetzt kathodisch

galvanotaktisch gewordenen Opalinen näher, so fällt es auf, daß sie sich langsamer nach der Kathode als vorher nach der Anode bewegen. Ferner macht es besonders bei noch stärkeren Strömen (6—8 MA oder noch stärkeren) den Eindruck, als wenn die Infusorien mit aller Macht gegen einen großen Widerstand kämpften. Wir sehen nämlich, wie sie oft nur ruckweise vorwärtskommen, und wie einige oft plötzlich zurückzucken, um augenblicklich wieder vorwärtszuschwimmen u. s. f.

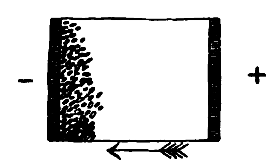


Fig. J. Das Verhalten der Opalina ranarum bei einer Stromstärke von 5 MA.

Hat man einige Minuten mit denselben Individuen experimentiert, so findet man, daß ihre Reaktion auf den starken Strom immer undeutlicher wird, indem immer weniger Individuen nach der Kathode schwimmen, während die meisten wie vorher sich an der Anode sammeln. Sieht man aber etwas näher zu, wie sie jetzt nach der Anode kommen, so findet man sofort, daß sie sich nicht wie bei den schwachen oder mittelstarken Strömen mit dem Vorderpole gegen die Anode einstellen, sondern mit dem hinteren Körperende voran dorthin schwimmen. Einzelne nehmen eine mehr oder weniger transversale Stellung ein und werden mit der einen Seite voran nach der Anode geführt. Bemerkenswert ist bezüglich dieser letzteren Individuen, daß sie immer die rechte Seite, also diejenige, auf welcher die Drehungswimpern gelegen sind, gegen die Anode wenden. Legt man die Wippe um, so führen sie sofort eine Wendung nach rechts aus, so daß die Drehungswimpern gegen die neue Anode kommen. Daß aber auch diese Individuen, die seitlich nach der Anode geführt werden, eigentlich nach der Kathode streben, zeigt endlich die Thatsache, daß sie sich bisweilen plötzlich gegen die Kathode einstellen und einige Millimeter dorthin schwimmen können. Immer wieder aber werden sie dennoch nach der Anode geführt.

An dieser Stelle soll auf die Ursachen dieser interessanten Veränderung der Galvanotaxis bei stärkeren Strömen noch nicht eingegangen werden. Diese Frage wird erst später in einem anderen Zusammenhang eingehend zu behandeln sein. Dagegen muß hier die andere Frage aufgeworfen werden, warum Opalina nach einiger Zeit auf die geschilderte Weise aufhört nach der Kathode zu schwimmen.

Die Bewegung der frischen Opalinen bei einem stärkeren Strom nach der Kathode ist offenbar eine aktive. Darüber kann kein Zweifel walten, da ja Opalina sich gegen diese Elektrode hin einstellt. Verfolgt man bei gleicher Stromstärke dieselben Opalinen

eine längere Zeit (etwa 5 Minuten) unter dem Präpariermikroskop genau, so sieht man, daß die Schwierigkeit, mit der sie sich nach der Kathode bewegen, immer größer wird, ihre Schwimmgeschwindigkeit wird immer mehr und mehr verlangsamt. Binnen kurzem können sie bei demselben Strom sich kaum von der Stelle rühren und zuletzt gehen sie rückwärts auf die erwähnte Weise nach der Anode hin. Infolge der veränderten Lebensbedingungen wird offenbar Opalina immer matter, so daß sie nach einigen Minuten nicht so viel Kraft des Wimperschlages entwickeln kann, daß sie den kataphorischen Wirkungen dieses ziemlich starken Stromes widersteht. Sie wird schließlich trotz ihrem Streben nach der Kathode passiv in entgegengesetzter Richtung nach der Anode getragen. Im folgenden werde ich in einem anderen Zusammenhang diese Frage noch einmal aufnehmen. Es genügt hier, hervorgehoben zu haben, daß die schon bei einer Untersuchung mit dem Präpariermikroskop hervortretenden Erscheinungen darauf hindeuten, daß diese Bewegung nach der Anode bei starken Strömen keine aktive ist, sondern durch die kataphorische Wirkung des Stromes bewirkt wird.

Ein Rückblick auf die eben mitgeteilten Versuche zeigt also, daß die Schwimmbewegung der Opalinen bei einer gewissen Stromstärke verlangsamt wird und daß die vorher anodisch galvanotaktischen Opalinen bei stärkeren Strömen sich gegen die Kathode einstellen und dorthin schwimmen, also kathodisch galvanotaktisch werden. Die anodische Galvanotaxis ist somit in eine kathodische Galvanotaxis übergegangen. Nach einem längeren Aufenthalt in 0,5-proz. Kochsalzlösung wird Opalina bald so matt, daß sie nicht mehr gegen die kataphorische Wirkung des galvanischen Stromes vorwärtsschwimmen kann, sondern von der kataphorischen Kraft sichtlich passiv nach der Anode gezogen wird.

Die Einwirkung stärkerer Ströme auf den Protoplasmakörper der Opalina.

Wie schon in der kurzen historischen Uebersicht erwähnt wurde, beobachtete VERWORN beim Schließen eines starken Stromes gewisse Veränderungen in dem Kathodenende, welche er als kontraktorische Erregungserscheinungen deutete. Ich habe dieselbe Veränderungen oft gesehen und kann somit die Beobachtungen VERWORN's völlig bestätigen. Dagegen kann ich nicht seiner Deutung beistimmen.

Diese Veränderungen treten nämlich erst bei ziemlich starken Strömen auf und stehen ohne Zweifel im Zusammenhang mit der kataphorischen Wirkung des Stromes. An Stelle des zurückweichenden Protoplasmas dringt eine helle Flüssigkeit in das Kathodenende bis unter die Pellicula hervor und verursacht die stärkere Durchsichtigkeit dieses Körperendes. Wenn der starke Strom länger einwirkt, bilden sich am Rande kleine, helle, blasenförmige Ausbuchtungen, ganz so wie VERWORN[1]) sie abgebildet hat. Zuletzt platzt eine oder mehrere dieser Ausbuchtungen, und der körnige Zerfall breitet sich in dem Körper aus. Bevor die Blasenbildungen entstanden sind, haben die Wimpern sich schon verändert und sind jetzt körnig zerfallen. Gleichzeitig mit dem Absterben der Wimpern auf dem Kathodenende oder, wie ich es oftmals beobachtet zu haben glaube, sogar etwas früher als diese Veränderungen treten auch Veränderungen in dem Anodenende auf. Hier sieht man aber niemals, daß eine Flüssigkeit hervordringt, im Gegenteil hält der Anodenpol sich immer protoplasmareich. Auch hier gehen die Wimpern aber, bevor der körnige Zerfall des Protoplasmakörpers eingetreten ist, zu Grunde und hängen als körnige, unregelmäßige Gebilde am Körperende. Hält man den Strom länger geschlossen, so zerplatzt auch hier die Pellicula, und das Protoplasma dringt hervor. In demselben Augenblick ist es aber auch körnig verändert. Bei seinem körnigen Zerfall zieht sich oft oder sogar gewöhnlich das Protoplasma stark zusammen nach der Anodenseite hin und liegt zuletzt als eine formlose Masse da.

Dieser körnige Zerfall des Protoplasmakörpers und die damit zusammenhängenden Erscheinungen sind von früheren Verff. (VERWORN, LUDLOFF, LOEB u. a.) bei verschiedenen Formen oftmals beobachtet und untersucht worden. Die Deutungen dieser Erscheinungen gehen aber in ziemlich entgegengesetzten Richtungen auseinander. Da ich in einer demnächst erscheinenden Arbeit Gelegenheit finden werde, mich auch über diese Frage eingehender zu äußern, so scheint es mir überflüssig, sie hier näher zu behandeln. Ich will daher jetzt nur hervorheben, daß das Auftreten der Flüssigkeit in dem Kathodenende und das Zurückweichen des Protoplasmas nach dem Anodenende unter der Einwirkung starker Ströme bei Opalina augenscheinlich auf der bekannten kataphorischen Wirkung des gal-

1) PFLÜGER's Arch., Bd. 62, Taf. XVII, Fig. 7 B.

vanischen Stromes beruht. In der vorliegenden Untersuchung über die Galvanotaxis können wir daher auch diese Erscheinung fernerhin unberücksichtigt lassen.

Der Einfluß des konstanten Stromes auf die Wimperthätigkeit bei Opalina ranarum.

Die polare Erregung bei der anodischen Galvanotaxis.

Wie vorher erwähnt, sprach schon 1889 VERWORN [1]) die Auffassung aus, daß der Galvanotaxis eine polare Erregung zu Grunde liegt, eine Auffassung, die sich auch bei späteren Untersuchungen in glänzender Weise als richtig erwiesen hat. Bei den Infusorien hat LUDLOFF [1]) zuerst und danach andere gezeigt, wie die Wimpern polar erregt werden. Die Wimpern der Anodenhälfte des Körpers werden nämlich bei der kathodischen Galvanotaxis kontraktorisch und die der Kathodenhälfte expansorisch erregt. Ich habe schon hervorgehoben, daß man hauptsächlich nach Analogie dieser Erregungsart angenommen hat, daß bei der anodischen Galvanotaxis eine entgegengesetzte polare Erregung vorliegt. Ich wende mich daher jetzt zur Untersuchung der wichtigen Frage: Wie werden die anodisch galvanotaktischen Opalinen durch den konstanten Strom polar erregt?

Um dieser Frage näher treten zu können, müssen natürlich die galvanotaktisch erregten Opalinen mit stärkeren Vergrößerungen untersucht werden. Ich bediente mich also jetzt der vorher erwähnten Anordnung. Es werden eine Menge frisch ausgenommener Opalinen auf den Objektträger übertragen, ein Fließpapierstreifen an jede der kurzen Seiten des Deckglases gelegt, die Thonelektroden aufgesetzt und dann der Strom geschlossen. Es muß so viel Widerstand vorher eingeschaltet werden, daß das Galvanometer jetzt nur einen minimalen Ausschlag giebt, und eine Stromstärke von nur 0,005 MA anzeigt, damit die Opalinen nicht nach der Kathode schwimmen. Gleich beim Schließen des Stromes zeigt sich auch bei Anwendung schwächerer Linsen (LEITZ, 3 oder 5), daß die Erregung der Wimpern an den beiden verschiedenen Körperhälften in irgend einer Weise verschieden sein muß. Die regelmäßigen Kontraktionswellen, die über das ganze Wimperkleid bei ungereizten Opalinen hinweglaufen, sieht man nämlich bei den galvanisch gereizten Opalinen nicht an der Kathodenhälfte. Nur an der Anodenhälfte des Körpers ist das Spiel der Wimpern wie gewöhnlich, aber viel schneller.

1) l. c.

Benutzt man eine etwas stärkere Vergrößerung (LEITZ, Wasserimmersion und Ok. 2), so kann man ohne Schwierigkeit sehen, daß beim Schließen des konstanten Stromes die Wimpern der gegen die Kathode gewendeten Körperhälfte, anstatt wie vorher kontraktorisch nach hinten zu schlagen, stark vorwärts schlagen, also expansorisch erregt sind, und daß die der Anodenhälfte sehr lebhaft nach hinten schlagen, also kontraktorisch erregt sind. Infolge der expansorischen Erregung der Kathodenwimpern verschwinden die Kontraktionswellen auf dieser Körperhälfte. Aus den Figg. 1—8, Taf. II, geht besser als aus einer Beschreibung hervor, in welcher Richtung die Wimpern bei verschiedenen Lagen des Tieres schlagen und somit wie sie erregt werden. Die Grenze zwischen den expansorisch und kontraktorisch erregten Wimpern geht immer, wie LUDLOFF bei Paramaecium gefunden hat, durch die Mitte des Tieres rechtwinklig zur Stromrichtung.

Bei starken Strömen wird also Opalina, wie erwähnt, kathodisch galvanotaktisch. Es erhebt sich daher die Frage, ob in diesem Falle dieselbe polare Erregung vorhanden ist, oder ob eine Aenderung eintritt. Man kann sich indessen leicht überzeugen, daß auch bei starken Strömen dieselbe polare Erregung vorhanden ist, sogar bei denjenigen Individuen, die passiv nach der Anode getrieben werden, schlagen die Anodenwimpern kontraktorisch und die Kathodenwimpern expansorisch aus.

Die eben geschilderten Versuche zeigen also mit aller nur erwünschten Klarheit, daß bei Schließen des galvanischen Stromes die Wimpern der Kathodenhälfte immer expansorisch und die der Anodenhälfte immer kontraktorisch erregt werden. Die Vorstellung, die man sich über die polare Erregung bei der anodischen Galvanotaxis bisher gemacht hat, erweist sich somit nicht als richtig. Dasselbe Erregungsgesetz, welches bei der kathodischen Galvanotaxis festgestellt ist, hat auch bei der anodischen Galvanotaxis seine Giltigkeit. Die Wimpern werden bei der anodisch galvanotaktischen Opalina ganz so erregt, wie LUDLOFF es bei dem kathodisch galvanotaktischen Paramaecium beschrieben hat. Obwohl Opalina bei verschiedener Stromintensität eine verschiedene Galvanotaxis zeigt, ist doch dieselbe polare Erregung vorhanden. Daraus ergiebt sich weiter, daß auch bei der anodisch galvanotaktischen

Opalina das PFLÜGER'sche Erregungsgesetz keine Giltigkeit hat.

Nachdem so festgestellt ist, daß dieselbe polare Erregung bei der anodischen und kathodischen Galvanotaxis vorliegt, erhebt sich weiterhin für die Untersuchung die wichtige und interessante Frage: warum schwimmen, wenn dies der Fall ist, jene Formen nach der Kathode und diese nach der Anode, oder warum wandern nicht alle in gleicher Weise polar erregten Infusorien nach derselben Elektrode? Anfangs, nachdem ich diese polare Erregung bei Opalina festgestellt hatte, schien mir diese Erscheinung ziemlich dunkel und unerklärlich, wenn ich nicht etwa annehmen wollte, daß die Bewegungsrichtung der Opalina und anderer anodisch galvanotaktischer Formen nach der Anode hin von der kataphoretischen Wirkung des Stromes bedingt ist. Diese Annahme schien aber bei näherer Untersuchung schon dadurch ausgeschlossen, daß, wie bereits hervorgehoben, Opalina bei schwachen Strömen durchaus nicht passiv nach der Anode geführt wird, sondern, nachdem sie sich auf eine bestimmte Weise orientiert hat, aktiv dorthin schwimmt. Es muß also in den Bewegungsmechanismen der kathodisch und anodisch galvanotaktischen Infusorien ein bestimmter Unterschied vorhanden sein, der Paramaecium und andere Formen nach der Kathode, Opalina aber nach der Anode sich einzustellen und so in entgegengesetzter Richtung zu schwimmen zwingt. Wenn man zu dieser Einsicht gelangt, so ist es klar, daß man in erster Linie seine Aufmerksamkeit auf den Drehungsmechanismus dieser Formen zu richten hat, um nachzusehen, wie dieser von dem konstanten Strom beeinflußt wird, und so vielleicht die mechanische Ursache der Achseneinstellung der Opalina aufzufinden.

Die Einwirkung schwacher Ströme auf den Drehungsmechanismus der Opalina. Die Ursache für die Achseneinstellung gegen die Anode.

Um der Lösung dieser wichtigen Fragen näher zu treten, ist es zunächst nötig, genau zu untersuchen, wie Opalina in verschiedenen Lagen sich gegen den konstanten Strom einstellt, und danach zu prüfen, wie diese Drehungsrichtungen von den Wimperbewegungen bedingt sein können. Auch für die Erklärung dieser von dem galvanischen Strome hervorgerufenen Drehungen scheint es mir am zweckmäßigsten, eine Buchstabenbezeichnung für die von den Wimpern in verschiedener Erregung entwickelte Energie zu benutzen. Ich bezeichne also wie bei den normalen Bewegungen den

motorischen Effekt der ungereizten kontraktorisch schlagenden Wimpern mit x, den der rechten Seite mit rx und den der linken Seite mit lx. Es wurde bereits hervorgehoben, daß die von dem galvanischen Strom kontraktorisch erregten Wimpern schneller schlagen als im ungereizten Zustand. Sie müssen also jetzt, wie LUDLOFF[1]) schon bei Paramaecium erwähnt, mehr Energie und damit auch einen größeren motorischen Effekt entwickeln. Ich bezeichne diesen Zuschuß mit kn. Eine kontraktorisch erregte Wimper entwickelt also einen motorischen Effekt von (x + kn). Die expansorisch erregten Wimpern mit Ausnahme der Drehungswimpern, von denen wir später sprechen werden, haben aber durch den Reiz des galvanischen Stromes einen Zuschuß von Energie bekommen, der in Bezug auf ihren früheren im entgegengesetzten Sinne wirkt. Dies geht aus dem Umstande hervor, daß sie nicht mehr Kontraktionswellen hervorrufen können, sondern kräftig vorwärts schlagen. Diese Expansionsenergie können wir en nennen. Es fragt sich aber, ob diese Energie die schon vorhandene Kontraktionsenergie derselben Wimpern völlig überwunden hat, ob also en oder x größer ist. Berücksichtigt man, daß diese Wimpern, trotzdem sie jetzt expansorisch erregt sind, doch keine Expansionswellen hervorrufen, daß sie noch in größeren Amplituden nach hinten als nach vorn schlagen, so scheint es mir ziemlich sicher, daß sie, wie LUDLOFF[1]) es auch bei Paramaecium angenommen hat, noch ein wenig Energie im Sinne x entwickeln und daß also x größer ist als en. Der motorische Effekt jeder Wimper muß also als x — en bezeichnet werden. Die sogenannten Drehungswimpern, welche schon bei den kleinsten mechanischen Reizen kräftig expansorisch schlagen und deren Expansionsenergie mit y bezeichnet wurde, schlagen, wenn sie expansorisch erregt werden, sehr kräftig nach vorn. Wir können auch beobachten, wie lebhafte Expansionswellen über die Drehungswimper bei einer galvanisch gereizten Opalina hinweglaufen. Offenbar haben sie durch den Kathodenreiz einen Zuschuß von Expansionsenergie erhalten. Der motorische Effekt, welchen diese Wimpern entwickeln, muß auch größer sein als der der übrigen expansorisch erregten Wimpern, da diese nicht so lebhaft nach vorn schlagen und keine Expansionswellen hervorrufen. Es muß also der motorische Effekt der kathodisch gereizten Drehungswimper mit y + en bezeichnet werden. Nach dieser Ueberlegung gehe ich zur Beschreibung über, wie Opalina sich gegen den gal-

1) l. c.

vanischen Strom einstellt und wie der Drehungsmechanismus hierbei mitwirkt.

Nimmt Opalina eine rechtwinklige Stellung zu der Stromrichtung an, so daß sie die rechte Seite gegen die Kathode und die linke Seite gegen die Anode wendet, wie in Fig. 1, Taf. II, so treten die Wimpern der rechten Seite in expansorische, und die der linken Seite in kontraktorische Erregung ein. Die Drehungswimpern erzeugen lebhaft nach vorn gehende Expansionswellen, die am vorderen Körperpol in die Kontraktionswellen der linken Körperseite übergehen. Wenn schon bei einem mechanisch gereizten Individuum die Expansionsschläge der Drehungswimpern zusammen mit den Kontraktionsschlägen der Wimpern auf der linken Seite eine Drehung nach rechts bewirken können, so muß offenbar in dem vorliegenden Falle eine solche mit viel größerer Kraft erzielt werden, da wir ja jetzt folgende Energieverhältnisse haben:

Der motor. Effekt der Wimpern auf der rechten Seite = (28y+28en) — (26rx—26en).
" " " " " " " linken " = (54lx+54kn)
Die nach rechts drehende Kraft = (54lx+54kn+28y+28en) — (26rx—26en).

Da rx, wie vorher erwähnt ist, mit lx gleich ist, so können wir die nach rechts drehende Kraft in dem folgenden einfacheren Ausdruck veranschaulichen: 28lx+54kn+28y+54en. Hieraus folgt also: daß Opalina in dieser Stellung mit großer Energie nach rechts drehen muß.

Hat Opalina eine mehr schräge Stellung zur Stromrichtung wie in Fig. 2, Taf. II, so sehen wir, wie sie sich, sobald der Strom geschlossen wird, auch nach rechts dreht, was ebenfalls eine Folge der Erregungsart der Wimpern ist:

Der motor. Effekt der Wimpern auf der rechten Seite = (28y+28en) — (8rx—8en +18rx+18kn)
" " " " " " " linken " = (36lx+36kn+18lx—18en)
Die nach rechts drehende Kraft = (28y+28en+36lx+36kn+18lx—18en) — (18rx +18kn+8rx—8en)
= 28y+18en+28lx+18kn

Zwar ist in dieser Stellung die drehende Kraft etwas kleiner als in dem vorigen Falle, aber Opalina muß doch mit ziemlich großer Energie noch nach rechts weiterdrehen.

Wir beobachten jetzt eine Opalina mit ihrer Längsachse parallel zu der Stromrichtung mit dem vorderen Körperende gegen die Kathode wie in Fig. 3, Taf. II. Jetzt liegt Opalina in derselben Lage, in welche Paramaecium sich zum galvanischen Strom einstellt. Opalina kann aber in dieser Stellung nicht verbleiben. Mit eiserner Notwendigkeit muß sie sich weiter nach rechts drehen, denn noch

ist der motorische Effekt der Wimperbewegungen an den beiden Seiten des Körpers nicht gleich.

Der motor. Effekt der Wimpern auf der rechten Seite = (27y + 27en) — (27rx + 27kn)
" " " " " " " linken " = (27lx — 27en + 27lx + 27kn)
Die nach rechts drehende Kraft = (27y + 27en + 27lx — 27en + 27lx + 27kn) — (27rx + 27kn)
= 27y + 27lx.

Das zeigt also, daß noch eine drehende Kraft vorhanden ist. Obgleich sie bedeutend kleiner ist als in den beiden vorigen Stellungen, ist sie doch immerhin stark genug, um Opalina weiter nach rechts zu treiben.

Wird Opalina in derjenigen Stellung wie in Fig. 4, Taf. II, vom galvanischen Strom getroffen, so dreht sie sich noch nach rechts. Die meisten Drehungswimpern sind nämlich noch expansorisch erregt, und man sieht, wie lebhafte Expansionswellen über sie hinweglaufen.

Der motor. Effekt der Wimpern auf der rechten Seite = (36rx + 36kn) — (18y + 18en)
" " " " " " " linken " = (36lx — 36en + 18lx + 18kn)
Die nach rechts drehende Kraft = (36lx — 36en + 18lx + 18kn + 18y + 18en) — (36rx + 36kn)
= 18y + 18lx — 18en — 18kn.

Von diesen Faktoren ist, wie schon erwähnt, en kleiner als x. Ferner ist y größer als x. Wie sich im Folgenden zeigen wird, kann bei schwachen Strömen die kontraktorische Energie kn, wenn sie nicht der expansorischen Energie en gleich ist, doch wenigstens nicht viel größer als sie sein. Daher können wir auch annehmen, daß kn kleiner ist als y. Aus diesen Verhältnissen folgt aber, daß die Faktoren 18y + 18lx größer sein müssen als 18en + 18kn, und somit liegt in dieser Stellung noch eine nach rechts drehende Kraft vor.

Schließen wir den Strom, wenn Opalina wie in Fig. 5, Taf. II, rechtwinklig zur Stromrichtung mit den Drehungswimpern gegen die Anode liegt, so sind sie alle natürlich kontraktorisch erregt, und Opalina kann jetzt nicht nach rechts weiterdrehen. Hier können aber zwei Fälle eintreten. Entweder dreht sich Opalina 180° um ihre Längsachse, so daß sie die Drehungswimpern nach der Kathode wendet, da diese gleich expansorisch erregt werden und Opalina in dieselbe Stellung zum Strom gelangt wie in Fig. 1, oder sie schwimmt mehr langsam in einer halbkreisförmigen Linie nach links. Im ersten Falle dreht sich Opalina natürlich nach rechts, aber in entgegengesetztem Sinne des Uhrzeigers und nimmt so ihre Achseneinstellung gegen die Anode ein. Im letzteren Falle ist es die von den kontraktorisch erregten Wimpern der rechten Seite entwickelte

Energie, welche **Opalina** nach links zwingt, wie aus den folgenden Formeln hervorgeht:

Der motor. Effekt der Wimpern auf der rechten Seite = (54 rx + 54 kn).
" " " " " " " linken " = (54 lx − 54 en)
Die nach **links** drehende Kraft = (54 rx + 54 kn) − (54 lx − 54 en)
= 54 kn + 54 en.

In dieser Stellung ist also eine nach **links** drehende Kraft vorhanden, und dasselbe gilt auch von der Stellung in Fig. 6, Taf. II, wo **Opalina** eine schräge Lage zur Stromrichtung einnimmt.

Der motor. Effekt der Wimpern auf der rechten Seite = (36 rx + 36 kn + 18 rx − 18 en)
" " " " " " " linken " = (18 lx + 18 kn + 36 lx − 36 en)
Die nach links drehende Kraft = (36 rx + 36 kn + 18 rx − 18 en) − (18 lx + 18 kn + 36 lx − 36 en)
= 18 kn + 18 en

Die drehende Kraft ist also in dieser Stellung viel kleiner als in der vorigen, aber **Opalina** muß doch nach links drehen.

Wenn **Opalina** in diesen beiden letzten Stellungen, was sehr oft eintritt, sich nicht 180° um ihre Längsachse dreht, muß sie sich also infolge der Schlagbewegung der kontraktorisch erregten Wimpern auf der rechten Seite nach links wenden. Aber je mehr sie sich mit dem vorderen Körperpole gegen die Kathode wendet, je mehr Drehungswimpern werden expansorisch erregt, je größer wird auch die nach rechts drehende Kraft, und je mehr nimmt gleichzeitig die entgegenwirkende Kraft ab. Bald ist der Punkt erreicht, wo die nach rechts drehende Kraft die stärkere ist, und dann geht **Opalina** plötzlich in die Stellung über, die Fig. 7, Taf. II wiedergiebt.

Jetzt ist also **Opalina** mit dem vorderen Körperpole gegen die Anode und mit dem hinteren gegen die Kathode parallel zur Stromrichtung orientiert. In dieser Lage sind natürlich die Wimpern der vorderen Körperhälfte kontraktorisch und die der hinteren Körperhälfte expansorisch erregt.

Der motor. Effekt der Wimpern auf der rechten Seite = (27 rx + 27 kn) + (27 rx − 27 en)
" " " " " " " linken " = (27 lx + 27 kn) + (27 lx − 27 en)

Der motorische Effekt der Wimpern auf den beiden Körperseiten ist somit jetzt gleich. Also erst in dieser Stellung kann **Opalina** verbleiben, ohne infolge der durch den galvanischen Strom bewirkten Erregung nach rechts oder nach links zu drehen. Da die von den expansorisch erregten hinteren Wimpern entwickelte Energie, en, kleiner ist als die von denselben Wimpern entwickelte kontraktorische Energie, x, so wird also **Opalina** in dieser Stellung vorwärts, d. h. nach der Anode hin getrieben. Wird sie aber während ihres Schwimmens in dieser Richtung von irgend einem Reiz getroffen, sei er von äußeren oder inneren Bedingungen hervorgerufen, welcher stärker als der galvanische Strom wirkt, so schlagen die

Drehungswimpern expansorisch aus, trotzdem sie jetzt kontraktorisch erregt sind. Opalina macht eine größere oder kleinere Abweichung von ihrer Schwimmbahn nach rechts. Sobald sie aber so viel nach rechts gekommen ist, wie z. B. in Fig. 8, Taf. II, so daß die Drehungswimpern auch von dem galvanischen Reiz expansorisch erregt werden, muß Opalina einen ganzen Kreis von 360° beschreiben, um danach wieder in die Richtung gegen die Anode sich einzustellen und ihre Schwimmbahn nach der Anode weiter fortzusetzen. Wir haben auch oben gesehen, wie die Opalinen in der That bei schwächeren Strömen oft solche Drehungen machen.

Daß Opalina schon in der von Fig. 8, Taf. II wiedergegebenen Stellung infolge des galvanischen Reizes nach rechts drehen muß, geht deutlich aus den Formeln hervor:

Der motor. Effekt der Wimpern auf der rechten Seite = (18 rx + 18 kn + 26 rx — 26 en) — (10 y + 10 en)
" " " " " " " linken " = (36 lx + 36 kn + 18 lx — 18 en)
Die nach rechts drehende Kraft = (10 y + 10 en + 36 lx + 36 kn + 18 lx — 18 en) — (18 rx + 18 kn + 26 rx — 26 en)
= 10 y + 18 en + 10 le + 18 kn

Aus dem oben Gesagten ergiebt sich also mit aller nur wünschbaren Klarheit, daß Opalina in jeder Stellung, vom galvanischen Strom getroffen, sich immer mit dem vorderen Körperpole gegen die Anode parallel zur Stromrichtung einstellen muß. Wird der Strom geschlossen, wenn Opalina die Lage wie in Fig. 8, 1—4 einnimmt, so geht sie, nach rechts drehend, in diese Achseneinstellung gegen die Anode gewöhnlich ruckartig über. Nimmt sie die Stellung wie in Fig. 5 u. 6 ein, kann sie entweder eine Drehung von 180° um ihre Längsachse machen und danach nach rechts drehend die Ruhelage einnehmen oder sie kann infolge des größeren motorischen Effektes der kontraktorisch erregten Wimpern auf der rechten Seite nach links wenden. Auch in diesem Falle aber wird sie bald gezwungen, da die Drehungswimpern expansorisch erregt werden, wieder nach rechts zu drehen, und stellt sich so gegen die Anode ein. Die Ursache, welche Opalina mit unbedingter Notwendigkeit sich nach der Anode einzustellen zwingt, geht aus der oben gegebenen Darstellung deutlich hervor. Es ist die Art und Weise, wie die Drehungswimpern wirken. So lange sie expansorisch erregt sind, so lange muß auch Opalina nach rechts drehen. Erst in der Stromstellung, wo Opalina den vorderen Körperpol

nach der Anode und den hinteren nach der Kathode wendet, hat sie eine Gleichgewichtslage hinsichtlich des von den Wimpern der beiden Körperseiten entwickelten motorischen Effektes erreicht und kann also nur in dieser Lage verbleiben und ruhig nach der Anode schwimmen.

Fassen wir noch einmal den Umstand ins Auge, daß Opalina bei den schwachen Strömen wenigstens nicht langsamer nach der Anode schwimmt, als sie sich gewöhnlich unbeeinflußt bewegt, so können wir aus den oben erwähnten Erregungsverhältnissen der Wimpern den Schluß ziehen, daß wenigstens ebenso viel motorische Energie infolge des galvanischen Reizes von den kontraktorisch erregten Wimpern produziert wird, wie durch den Schlag der expansorisch erregten Wimpern verloren geht, oder mit Buchstaben bezeichnet, daß kn wenigstens ebenso groß ist wie en. Da ferner die Schwimmgeschwindigkeit der galvanisch gereizten Opalina wenigstens nicht in merkbarem Grade erhöht ist, kann kn nicht viel größer als en sein.

In der oben gegebenen Darstellung haben wir also die Art der polaren Erregung bei Opalina und die Ursache, welche sie nach der Anode zwingt, kennen gelernt, aber wir haben noch eine wichtige Frage zu untersuchen. Opalina wird, wie oben gezeigt wurde, bei stärkeren Strömen kathodisch galvanotaktisch. Die anodische Galvanotaxis geht in eine entgegengesetzte über, ein Verhältnis, das unsere jetzt gegebene Erklärung der galvanotaktischen Erscheinung ganz zu vereiteln scheint. Denn wie kann derselbe Mechanismus, der das eine Mal eine anodische Galvanotaxis hervorruft, das andere Mal eine kathodische Galvanotaxis bewirken, oder treten vielleicht bei höherer Stromintensität auf irgend eine Weise Veränderungen in den Wirkungen des Drehungsmechanismus ein, die diese veränderte Bewegungsrichtung verursachen können?

Die Einwirkung der stärkeren Ströme auf die Schwimmbewegung und den Drehungsmechanismus der Opalina. Die Ursache der Achseneinstellung gegen die Kathode.

Die Verlangsamung der Schwimmgeschwindigkeit.

Die erste Veränderung hinsichtlich der Schwimmbewegung, welche ein stärkerer Strom verursacht, war, daß Opalina ein wenig lang-

samer nach der Anode schwimmt. Eine solche Verlangsamung der Schwimmbewegung ist auch bei anderen Formen beobachtet. VERWORN[1]) erwähnt, daß beim Schließen des Stromes Coleps hirtus, Pleuronema chrysalis und Bursaria truncatella u. a. eine geringere Fortbewegungsgeschwindigkeit annehmen. Bei Paramaecium hat LUDLOFF[2]) den Einfluß des galvanischen Stromes auf die Bewegungen näher untersucht und gezeigt, daß die Schwimmgeschwindigkeit bis zu einer Stromintensität von 0,36—0,42 MA allmählich ansteigt, von hier an aber wird sie geringer und von 1,2 MA an außerordentlich verlangsamt. Zuletzt bei einer sehr höheren Stromstärke kommt Paramaecium nicht mehr von der Stelle und schwimmt sogar mitunter kurze Strecken rückwärts. Diese Erscheinung hat LUDLOFF auf folgende Weise zu erklären versucht. Schon bei schwachen Strömen ist der motorische Effekt der kathodisch gereizten Vorderpolwimpern abgeschwächt. Das wird aber bis zu einer bestimmten Stromintensität durch die Steigerung des motorischen Effektes der anodischen Hinterpolwimpern nicht nur kompensiert, sondern sogar überwogen. Mit zunehmender Stromintensität aber geht der Effekt der kathodischen Vorderpolwimpern in einen nach der entgegengesetzten Richtung wirkenden Effekt über, und somit wird auch der motorische Effekt der kontraktorisch erregten Hinterpolwimpern verkleinert, ja, schließlich sogar überwogen. Infolge dieser Veränderungen des Wimperschlages muß also bei Paramaecium die Schwimmbewegung zuerst beschleunigt, danach verlangsamt werden, zuletzt kann es nicht mehr vorwärtskommen, sondern muß mit dem hinteren Körperende voran rückwärts schwimmen. Bei Opalina habe ich keine Zunahme, wohl aber eine Abnahme der Schwimmgeschwindigkeit feststellen können. Daher will ich in diesem Zusammenhang nur die Frage nach den Ursachen dieser Verlangsamung der Schwimmbewegung behandeln.

Betrachten wir mit stärkerer Vergrößerung eine Opalina bei verschiedenen Stromstärken, so sehen wir, daß bei den schwächeren und mittelstarken Strömen keine Expansionswellen über die kathodischen Hinterpolwimpern gehen. Zwar schlagen sie stark nach vorn aus, aber noch entwickeln sie in ihren Kontraktionsphasen ohne Zweifel etwas mehr Energie als in ihren Expansionsphasen. Die kontraktorisch erregten Vorderpolwimpern bilden schnell dahinlaufende Wellen und sind in einer sehr lebhaften Bewegung. Daß der nach

1) PFLÜGER's Arch., Bd. 46, p. 278, 280, 284.
2) l. c. p. 531 u. 551.

vorn wirkende motorische Effekt bei den galvanisch gereizten Opalinen wenigstens nicht kleiner sein kann als bei einem unbeeinflußten Individuum, ist auch schon hervorgehoben worden. Beobachten wir aber eine Opalina bei stärkerer Stromintensität (2 MA), so finden wir, daß die anodischen Wimpern auf der vorderen Körperhälfte zwar stark kontraktorisch erregt sind und lebhafte Kontraktionswellen bilden, aber auch, daß über die expansorisch erregten Wimpern auf der hinteren Körperhälfte jetzt lebhafte Wellen nach vorn gehen. Es kann also kein Zweifel sein, daß die kathodischen Wimpern bei zunehmender Stromintensität, wie auch LUDLOFF angenommen hat, eine größere Energie im Sinne ihrer Expansionsschläge entwickeln, daß also infolgedessen die nach vorn wirkende Energie der expansorisch erregten Körperwimpern kleiner wird. Es erhebt sich aber jetzt die Frage, ob nicht gleichzeitig mit dem Zunehmen der expansorischen Energie der kathodischen Wimpern die entgegenwirkende kontraktorische Energie der anodischen Wimpern auch zunimmt und dadurch der nach vorn wirkende motorische Effekt der gesamten Wimpern auf der gleichen Höhe gehalten wird. Dies durch Beobachtungen der Cilienbewegung selbst festzustellen, scheint mir nicht leicht, da es kaum möglich ist, zu entscheiden, ob die Vorderpolwimpern schneller nach hinten als die Hinterpolwimpern nach vorn schlagen, denn alle sind in einer so lebhaften Bewegung daß es ausgeschlossen erscheint, einzelne Wimpern in ihrer Bewegung zu verfolgen. Aber zieht man gewisse Verhältnisse in Betracht, so wird man doch vielleicht verstehen können, warum bei gesteigerter Stromintensität die expansorische Energie verhältnismäßig mehr als die kontraktorische Energie zunimmt.

Es ist ohne weiteres klar, daß die Wimpern nur eine bestimmte Menge Energie entwickeln können. Haben sie durch eine Reizung die Maximalgrenze erreicht, so kann man ihre Energieproduktion auch durch stärkere Reize nicht weiter vermehren. Es leuchtet ferner ein, daß die Wimpern, die schon eine Energiemenge in demselben Sinne entwickeln, in welchem sie auch von einem Reiz dazu angeregt werden, früher das Maximum ihrer Energieproduktion erreichen müssen als diejenigen Wimpern, welche von einem Reiz getroffen werden, der eine in entgegengesetztem Sinne wirkende Erregung hervorruft. Wendet man diese Ueberlegung auf Opalina an, so ist es leicht verständlich, warum sie bei stärkeren Strömen eine Verlangsamung ihrer Schwimmgeschwindigkeit erfahren muß. Die sämtlichen Wimpern einer schwimmenden Opalina schlagen schon ziemlich stark kontraktorisch aus. Den von ihnen produzierten mo-

torischen Effekt haben wir x genannt. Wird Opalina jetzt galvanisch gereizt, so werden, wie erwähnt, nachdem sie ihre Achseneinstellung eingenommen hat, die Wimpern der Hinterkörperhälfte expansorisch und die der Vorderkörperhälfte kontraktorisch erregt. Der motorische Effekt der Anodenwimpern wird also bedeutend erhöht und die Maximalgrenze verhältnismäßig bald erreicht. Mit der Formel (x+kn) können wir auch den motorischen Maximaleffekt dieser Wimpern bezeichnen. Anders verhält es sich mit den Kathodenwimpern. Ihr nach hinten wirkender motorischer Effekt wird verkleinert. Wir haben ihn mit der Formel (x — en) bezeichnet. Es ist schon hervorgehoben worden, daß die expansorische Energie en kleiner sein muß als x. Diese Wimpern schlagen also noch etwas stärker nach hinten als nach vorn. Wird durch höhere Stromintensität Opalina etwas stärker gereizt, so kann die expansorische Energie ein wenig gesteigert werden, so daß sie mit der ursprünglichen Kontraktionsenergie dieser Wimpern gleich wird. Dann ist der motorische Effekt dieser Wimpern = 0. Dies aber hat natürlich zur Folge, daß die das Tierchen nach vorn treibende Kraft kleiner wird und somit die Schwimmgeschwindigkeit auch geringer. Wird jetzt der Strom noch ein wenig verstärkt, so schlagen die Wimpern noch kräftiger expansorisch aus und entwickeln somit einen motorischen Effekt im Sinne ihrer Expansionsschläge. Wir können dieses Verhältnis mit der Formel (2en — x) veranschaulichen. Jetzt muß natürlich die Bewegung der Opalina noch mehr verlangsamt sein, da ja die kontraktorisch erregten Anodenwimpern schon vorher ihre Maximalerregung erreicht haben, die nicht weiter gesteigert werden kann. Wir finden also, daß auf Grund unserer oben gemachten Ueberlegungen die Verlangsamung der Bewegungen durch den Einfluß stärkerer Ströme sich zwanglos erklärt und, was ebenfalls wichtig ist, daß die Richtigkeit unserer theoretischen Ueberlegungen durch die erwähnten Beobachtungen über die Schlagbewegungen der expansorisch erregten Kathodenwimpern bei stärkeren Strömen gestützt wird. Ich muß also der Theorie LUDLOFF's, insoweit sie das Verlangsamen der Fortbewegungsgeschwindigkeit betrifft, in jeder Beziehung beistimmen.

Was das Zurückschwimmen des Paramaecium bei sehr starken Strömen anbelangt, so kann ich darüber nichts sagen. Dagegen wurde bezüglich der Rückwärtsbewegung der kathodisch galvanotaktischen Opalina nach der Anode hin schon oben hervorgehoben, daß sie nicht als eine aktive Bewegung anzusehen ist, sondern durch die kataphorische Wirkung des Stromes erzeugt wird. Wäre diese Bewegung von einer so großen Steigerung der Expansions-

energie der Kathodenwimpern bewirkt, daß sie die kontraktorische Energie der Anodenwimpern ganz überwogen hätte, so wäre es unerklärlich, wenn eine Menge, ja, oft die meisten Opalinen sich mit der rechten Seite voran nach der Anode hin bewegten. Auch ein anderes Verhältnis spricht gegen eine solche Annahme, daß nämlich die Opalinen in demselben Maße wie sie durch den Aufenthalt in der Kochsalzlösung ermatten, auch bei viel schwächeren Strömen nach der Anode getrieben werden. Hat man z. B. einige Opalinen in einer 0,5-proz. Kochsalzlösung eine Stunde oder etwas länger, ohne sie galvanisch zu reizen, gehalten, so kann man sie durch den galvanischen Strom nicht mehr dazu bringen, daß sie nach der Kathode schwimmen. Sie stellen sich nur gegen die Kathode ein, werden also auf die beschriebene Weise nach der Anode geführt. Weshalb die kontraktorisch erregten Anodenwimpern in diesem Falle früher als die expansorisch erregten Kathodenwimpern ermatten sollten, da doch die Opalinen gar nicht galvanisch gereizt sind, wäre nicht einzusehen.

Können wir also jetzt mit Bestimmtheit annehmen, daß die Bewegung der kathodisch-galvanotaktischen Opalina nach der Anode hin durch die kataphorische Wirkung des Stromes veranlaßt wird, so will ich damit nicht verneinen, daß die durch den Einfluß des starken Stromes verursachte Erhöhung der Expansionsenergie der Kathodenwimpern hierbei ebenfalls eine große Rolle spielt. Durch dieses Moment wird nämlich, wie erwähnt, die vorwärts treibende Kraft, welche die kontraktorisch erregten Anodenwimpern entwickeln, sehr vermindert und reicht nicht mehr aus, um die Opalinen gegen die kataphorische Kraft des Stromes vorwärts nach der Kathode zu treiben.

Ich habe die Energieverhältnisse der Wimpern bei verschiedenen Stromstärken so eingehend behandelt, hauptsächlich weil wir in dem Zuwachs der Expansionsenergie der Kathodenwimpern die Erklärung für die bei höherer Stromintensität eintretende kathodische Galvanotaxis zu suchen haben. Wir können daher jetzt zu einer näheren Untersuchung über die Ursache der kathodischen Galvanotaxis bei Opalina übergehen.

Der Drehungsmechanismus bei stärkeren Strömen und die Ursache der kathodischen Galvanotaxis.

Wir verwenden jetzt einen Strom von einer Stärke über 2 MA und bringen ganz frische Opalinen auf den Objektträger. Beim Schließen des Stromes sehen wir, wie oben erwähnt, daß alle oder

beinahe alle Opalinen sich gegen die Kathode einstellen und dahin mit derselben Regelmäßigkeit, nur langsamer schwimmen, wie sie es bei schwachen Strömen nach der Anode thun.

Die Expansionsenergie der Kathodenwimpern ist durch den Einfluß des starken Stromes stark erhöht, und wir bezeichnen den motorischen Effekt dieser Wimpern, der jetzt im Sinne der Expansionsschläge wirkt, mit der Formel (2en — x). Wenn die Vorderpolwimpern der Kathodenwirkung ausgesetzt werden, sehen wir, wie über alle hier gelegenen Wimpern, und nicht über die Drehungswimpern allein, Expansionswellen hinweglaufen. Wie schon hervorgehoben wurde, sind die Drehungswimpern für Reiz sehr erregbar und schlagen stark expansorisch aus. Sie erreichen also schon bei schwachen Strömen ihr Energiemaximum, welches wir auch mit der Formel (y+en) bezeichnen können. Die übrigen kommen erst unter der Einwirkung stärkerer Ströme dahin. Dann haben sie ebenfalls ihr Energiemaximum erreicht und schlagen expansorisch mit derselben Energie wie die Drehungswimpern aus. Die Formel (2en — x) ist also mit (y+en) gleich. Nach diesen Vorbemerkungen gehen wir zu einer näheren Untersuchung über die Art und Weise über, wie Opalina, in den verschiedenen Stellungen vom Strom getroffen, sich nach der Kathode hin einstellt.

Wenn Opalina im Moment der Schließung des Stromes gerade die Stellung hat, wie in Fig. 9, Taf. II, mit dem vorderen Körperpole nach der Anode und dem hinteren nach der Kathode, so kann sie noch eine Weile ruhig in derselben Richtung schwimmen. Sobald sie sich aber aus irgend einer Ursache ein wenig nach rechts wendet, so geht sie aus dieser Achsenstellung mit einem Male in eine entgegengesetzte über. Um 360° kann sie sich nicht drehen. Wir erinnern uns nämlich, daß Opalina bei schwachen Strömen sich unaufhörlich um ihre dorsoventrale Achse drehte und danach ihre frühere Schwimmbahn fortsetzte. Hier bei starken Strömen dreht sie sich nur um 180° und schwimmt nach der Kathode weiter fort. Man sieht auch unter der Wirkung des starken Stromes, wie die eine Opalina nach der anderen sich auf diese Weise nach der Kathode hin einstellt, bis endlich alle, die vor der Schließung des Stromes nach der Anode schwammen, sich nach der Kathode umgedreht haben. Daß Opalina nicht unmittelbar infolge der galvanischen Erregung der Wimpern ihre Schwimmbahn nach der Anode hin ändern muß, geht auch aus den Formeln für den motorischen Effekt der Wimpern auf den beiden Seiten hervor:

Der motor. Effekt der Wimpern auf der rechten Seite = (27rx + 27kn) — (27 . 2en—27rx)
„ „ „ „ „ „ „ linken „ = (27lx+27kn) — (27 . 2en—27lx)

Da die expansorische Energie der Hinterpolwimpern hier ziemlich stark erhöht ist, aber noch nicht die Energie der kontraktorisch erregten Vorderpolwimpern erreicht oder überwogen hat, so zeigen auch diese Formeln, daß Opalina, wenn auch langsam, vorwärtsschwimmen muß. Sobald sie aber nach einer Seite dreht, so daß ihre Längsachse in schräge Stellung zur Stromrichtung zu stehen kommt, ist die Gleichgewichtslage der Wimpern auf den beiden Körperseiten verändert, und Opalina muß ihre Drehung weiter fortsetzen, wie die folgende Darstellung deutlich zeigen wird.

Wird Opalina in der Stellung, welche die Fig. 10, Taf. II, wiedergiebt, von dem Strom getroffen, so dreht sie sich augenblicklich nach rechts. Infolge welcher Kraft sie eine solche Drehung machen muß, können wir aus den folgenden Formeln ersehen. Da, wie erwähnt, die expansorische Energie der Drehungswimpern jetzt nicht größer ist als die der übrigen expansorisch erregten Wimpern, so können wir auch den motorischen Effekt der Drehungswimpern mit der Formel (2en — x) ausdrücken.

Der motor. Effekt der Wimpern auf der rechten Seite = (36.2en—36rx)—(18rx+18kn)
" " " " " " linken " = (36lx+36kn)—(18.2en—18lx)
Die nach rechts drehende Kraft = 72en — 36rx + 36lx + 36kn — (18rx+18kn+36en —18lx)
= 36en+18kn

Zwar ist diese Kraft nicht groß, aber in demselben Maße, wie die Drehung weiter nach rechts geht, bis zu 90°, wächst die drehende Kraft.

In der Stellung, wie Fig. 11, Taf. II, zur Stromrichtung einnimmt, ist die nach rechts sich drehende Kraft am größten, denn hier wirkt der ganze motorische Effekt der sämtlichen Wimpern als drehende Kraft, welche wir also mit der Formel (54.2en — 54rx + 54lx + 54kn) ausdrücken können. Sobald Opalina über 90° nach rechts gekommen ist (wir bezeichnen die Stellung der Figur 9 mit 0), wird die drehende Kraft offenbar kleiner. Wenn Opalina 180° gedreht hat, so daß sie mit dem vorderen Körperende gegen die Kathode und dem hinteren gegen die Anode gerichtet ist, hört sie sofort mit der Drehung auf.

Nimmt aber Opalina beim Schließen des Stromes eine Stellung wie in Fig. 13 oder 14, Taf. II, ein, so können, wie bei schwachen Strömen in Fig. 5 und 6, Taf. II, zwei Fälle eintreten. Opalina kann sich nämlich, was auch thatsächlich sehr oft eintritt, entweder 180° um ihre Längsachse drehen, wodurch sie in dieselbe Stellung zur Stromrichtung gelangt, wie in Fig. 10, Taf. II, oder sie kann sich gleich nach links drehen. Im ersteren Falle muß sie auf die vorher

beschriebene Weise, aber in entgegengesetztem Sinne des Uhrzeigers nach rechts drehen und ihre Achsenstellung gegen die Kathode einnehmen. Macht Opalina keine Längsachsendrehung, so wird sie dennoch gezwungen, sich nach der Kathode hin einzustellen, da ein Ueberschuß von motorischem Effekt nach der linken Seite wirkt, wodurch eine Drehung nach links hervorgerufen wird (Fig. 3, Taf. II).

Der motor. Effect der Wimpern auf der rechten Seite = (36 rx + 36 kn) — (18 . 2 en + 18 rx)
„ „ „ „ „ „ „ linken „ = (36 . 2 en — 36 lx) — (18 lx + 18 kn)
Die nach links drehende Kraft = (36 rx + 36 kn + 36 . 2 en — 36 lx) — (18 lx + 18 kn + 18 . 2 en — 18 rx)
= 18 kn + 36 en.

Diese Kraft wird offenbar größer, je mehr die Körperlängsachse in senkrechte Stellung zur Stromrichtung kommt, und erreicht ihr Maximum in der in Fig. 14, Taf. II, wiedergegebenen Lage, wo der motorische Effekt sämtlicher Körperwimpern zur Drehung verwandt wird.

In der soeben gegebenen Darstellung wurde also gezeigt, daß Opalina, in welcher Stellung sie sich auch befindet, beim Schließen eines starken Stromes sich immer gegen die Kathode einstellen muß. Es erhebt sich aber nunmehr die wichtige Frage: wie kann Opalina sich in dieser Achsenstellung halten? Wir haben ja früher gefunden, daß Opalina mit Notwendigkeit infolge der kräftigen Schlagbewegungen der expansorisch erregten Drehungswimpern diese Stellung aufgeben muß, um eine andere, in der die Drehungswimpern kontraktorisch erregt werden, einzunehmen. In diesem Zusammenhange muß ich noch einmal daran erinnern, daß durch den Einfluß des starken Stromes die Verschiedenheit zwischen der Expansionsenergie der Drehungswimpern und derjenigen der übrigen Vorderpolwimpern ausgeglichen worden ist. Damit sind auch die Bedingungen für eine anodische Galvanotaxis weggefallen. Aus den Formeln geht aber am besten hervor, daß Opalina jetzt mit der Achseneinstellung gegen die Kathode eine Gleichgewichtslage erreicht hat (Fig. 12).

Der motor. Effekt der Wimpern auf der rechten Seite = (27 rx + 27 kn) — (27 . 2 en — 27 rx)
„ „ „ „ „ „ „ linken „ = (27 lx + 27 kn) — (27 . 2 en — 27 lx)

Da, wie oft hervorgehoben wurde, die Expansionsenergie der Vorderpolwimpern nicht die Energie der kontraktorisch erregten Hinterpolwimpern erreicht hat, muß Opalina vorwärts, d. h. nach der Kathode schwimmen. Weicht sie jetzt von dieser Schwimmbahn aus irgend einem Grunde mehr

oder weniger ab, so muß sie gleich wieder in dieselbe zurückkehren, denn in allen anderen Stellungen mit Ausnahme der in Fig. 9 wirkt ein größerer oder kleinerer motorischer Effekt der in entgegengesetztem Sinne erregten Wimpern als drehende Kraft und zwingt die Opalina, sich wieder nach der Kathode hin einzustellen. Aus der Stellung Fig. 9 geht sie früher oder später infolge mechanischer oder irgend welcher anderen Reize heraus und kann, sobald sie nach einer Seite abgewichen ist, nicht mehr in dieselbe zurückkehren.

So glaube ich also auf eine durchaus einwandsfreie Weise gezeigt zu haben, wie die anodische Galvanotaxis der Opalina ohne Aenderungen in der polaren Erregung in eine kathodische übergehen kann.

Blicken wir auf die Ergebnisse des letzten Teiles dieser Untersuchung kurz zurück, so finden wir also, daß bei stärkeren Strömen die motorische Energie der expansorisch erregten Wimpern, wie Ludloff es bei Paramaecium gefunden hat, auch bei Opalina im Sinne ihrer Expansionsschläge in beträchtlichem Grade zunimmt. Dies hat zur Folge, daß die Schwimmgeschwindigkeit verlangsamt wird. Da die übrigen Vorderpolwimpern bei starken Strömen in expansorischer Erregung aber so viel Energie wie die Drehungswimpern entwickeln, ist die Ursache zur Anodeneinstellung und somit auch die der anodischen Galvanotaxis weggefallen. Die drehende Kraft der in entgegengesetztem Sinne erregten Wimpern bewirkt jetzt eine Einstellung gegen die Kathode, und Opalina wird infolgedessen kathodisch galvanotaktisch. Die von starken Strömen bei matten Opalinen leicht hervorgerufene Bewegung nach der Anode kann nicht durch die verstärkten Expansionsschläge der Kathodenwimpern erklärt, sondern muß als eine durch die kataphorische Wirkung des Stromes verursachte Erscheinung angesehen werden.

Durch die vorstehenden Untersuchungen habe ich die Ursache der anodischen Galvanotaxis bei Opalina ranarum aufzuklären versucht. Es soll nunmehr geprüft werden, ob dieselben Ursachen auch als Erklärungsprinzip für die anodische Galvanotaxis im allgemeinen, also auch bei den übrigen anodisch galvanotaktischen Formen anzunehmen sind.

Die anodische Galvanotaxis bei den Flagellaten.

Wie bereits bemerkt, finden wir bei den Flagellaten mehrere Fälle von anodischer Galvanotaxis. Als anodisch galvanotaktisch erwähnt VERWORN[1]) Polytoma uvella, Cryptomonas ovata und Chilomonas paramaecium. Mir ist es trotz vieler Versuche, Flagellaten-Kulturen anzulegen, leider noch nicht gelungen, diese Formen zur Untersuchung zu erhalten. Ich muß mich daher auf die in der Litteratur vorliegenden Angaben stützen[2]).

Da die Schwimmbewegung und der Drehungsmechanismus bei Chilomonas am besten bekannt ist, werden wir zweckmäßig diese Form für unsere Prüfung wählen, obwohl die Angaben hinsichtlich ihrer Galvanotaxisart widersprechend sind.

VERWORN beschreibt diese Form als anodisch galvanotaktisch, und seine Angabe ist später in einer Untersuchung von PÜTTER[3]) völlig bestätigt worden. PEARL[4]) aber sagt, daß Chilomonas bei schwachen Strömen kathodisch galvanotaktisch sei und daß die Angabe VERWORN's darauf beruhen möchte, daß er zu starke Ströme gebraucht hat, da Chilomonas durch die kataphorische Wirkung des Stromes passiv mit dem Hinterpole voran zur Anode getrieben wird. Worauf diese entgegengesetzte Angabe hinsichtlich eines so einfachen Verhältnisses beruht, ist nicht ohne weiteres zu entscheiden. Beim Durchlesen der Beschreibung VERWORN's finde ich aber, daß

1) PFLÜGER's Arch., Bd. 46, 1890.

2) Nachdem das Manuskript schon gedruckt war, habe ich im Wasser aus einem kleinen Teiche in dem botanischen Garten zu Lund eine Kultur von dieser Flagellatenart bekommen und sie hinsichtlich ihrer Galvanotaxis näher untersucht. In diesem Zusammenhang möchte ich nun hervorheben, daß ich die Angaben VERWORN's völlig bestätigen kann. Chilomonas ist ausgeprägt anodisch galvanotaktisch und schwimmt mit dem vorderen Körperpole voran nach der Anode schon bei den schwachen Strömen, die eben nur über der Reizschwelle liegen. Bei stärkeren Strömen gehen, wie VERWORN beobachtet, eine Menge Individuen nach der Kathode. Soweit ich bis jetzt durch meine Untersuchungen gefunden habe, ist der hier auf ganz theoretischen Gründen gemachte Erklärungsversuch nach der anodischen Galvanotaxis bei Chilomonas mit den thatsächlichen Verhältnissen in voller Uebereinstimmung. In einer folgenden Arbeit werde ich hoffentlich auf diese Frage bald zurückkommen.

3) Studien über Thigmotaxis bei Protisten. Arch. f. Anatom. u. Physiol., 1900, p. 249.

4) l. c.

er sehr genau das Verhalten des Chilomonas bei verschiedener Stromintensität beobachtet und auch eine Wanderung nach der Kathode hin gefunden hat. Er hebt aber hervor, daß bei Anwendung stärkerer Ströme sogar eine größere Zahl von Individuen nach der Kathode hinzueilen scheinen, und daß bei einer Abschwächung des Stromes die Tiere plötzlich Kehrt machen, um von der Kathode auf die Anode hin zu schwimmen, ein Verhalten, das gerade den Angaben PEARL's entgegengesetzt ist. Im Hinblick darauf, daß PÜTTER die Angabe VERWORN's später bestätigt hat, scheint es mir sehr wahrscheinlich daß Chilomonas wirklich anodisch galvanotaktisch ist. Vielleicht liegen wie bei den verschiedenen Individuen auch bei verschiedenen Kulturen Variationen hinsichtlich ihrer Reizbarkeit und ihrer Reaktion auf den galvanischen Strom vor, oder es war, wenn man eine solche Annahme machen darf, vielleicht nicht dieselbe Art, welche beide Beobachter zur Verfügung hatten. Ich nehme also an, daß Chilomonas paramaecium wirklich anodisch galvanotaktisch ist, und hierzu bin ich um so mehr geneigt, als auch andere in der Litteratur vorliegende Angaben darauf hindeuten, daß dieses Flagellat nach der Anode schwimmen muß.

Daß die beiden Geißeln oft, oder vielleicht immer, von verschiedener physiologischer Bedeutung sind, geht aus vielen Angaben in der Litteratur hervor. Hier will ich nur an die Beobachtung PÜTTER's [1]) und JENNINGS' [2]) bei Chilomonas paramaecium erinnern. PÜTTER erwähnt, daß die eine Geißel thigmotaktisch ist und daß an ihr das Tier sich verankert. JENNINGS hat beobachtet, wie Chilomonas sich bewegt und wie es sich infolge eines Reizes dreht. Chilomonas schwimmt, wenn es ungestört ist, in einer ziemlich weiten Schraubenlinie vorwärts. Die kleine Lippe wird hierbei immer nach außen geführt (Fig. 15, Taf. II). Wenn das Infusorium eine Wendung macht, dreht es sich immer nach der einen Seite, der sogenannten Ventralseite, wo die kleinere Lippe liegt (Fig. 16 *v*, Taf. II). Bei den Drehungen schlägt die an der kleinen Lippe befindliche Geißel stark dorsal, das ist über die größere Lippe, aus (Fig. 2 *Dr*, Taf. II). Nach Analogie der Wimperbewegungen bei den Ciliaten wird man bei den Flagellaten wohl auch die Schlagbewegung der Geißeln nach hinten als die Kontraktionsphase und ihre Rückkehr nach vorn als die Expansionsphase

1) l. c.
2) l. c. p. 231—234.

auffassen müssen. Es liegt dann derselbe Drehungsmechanismus bei Chilomonas wie bei Opalina vor. Die Drehungen werden nämlich in beiden Fällen durch Expansionsschläge bestimmter Bewegungsorgane bewirkt. Wie die Drehungswimpern bei Opalina, so ist offenbar bei Chilomonas die Drehungsgeißel (Fig. 16 *Dr*, Taf. II) für Reize viel erregbarer als die andere Geißel, was aus den Reflexbewegungen von Chilomonas deutlich hervorgeht.

Prüft man unter Berücksichtigung der erwähnten Verhältnisse die Frage, wie Chilomonas sich gegen den galvanischen Strom verhalten muß, wenn man annimmt, daß dieselbe polare Erregung wie bei Opalina und Paramaecium vorhanden ist, so ergeben sich hier sehr einfache Verhältnisse. Es geht nämlich deutlich genug aus den Abbildungen Fig. 17, Taf. II, hervor, daß Chilomonas in den Stellungen wie Fig. a—b, nachdem es eine Drehung von 270° nach der ventralen Seite in der Richtung des Pfeiles gemacht hat, sich nach der Anode einstellen muß. Solange die Drehungsgeißel expansorisch erregt ist, so lange kann Chilomonas nicht nach vorn schwimmen, sondern muß nach der ventralen Seite drehen und wie Opalina auf ein Mal in die Achseneinstellung nach der Anode hin übergehen. Was die Stellung in Fig. e anbelangt, wo Chilomonas wie Opalina in entsprechender Lage nach einer der gewöhnlichen entgegengesetzten Seite zu drehen geneigt ist (wie der punktierte Pfeil angiebt), so muß bemerkt werden, daß Chilomonas bei seiner Bewegung sich immer um seine Längsachse dreht und also im nächsten Augenblick seine ventrale Seite gegen die Kathode wendet. Damit wird gleich die Drehungsgeißel expansorisch erregt, und Chilomonas muß eine Drehung nach der ventralen Seite wie gewöhnlich aber im entgegengesetzten Sinne des Uhrzeigers ausführen. In der Lage wie in Fig. f—h sind die beiden Geißeln kontraktorisch erregt, und Chilomonas befindet sich in einer Ruhelage hinsichtlich der von den beiden Geißeln entwickelten Energie. Es kann also jetzt vorwärts schwimmen, d. h. in der Richtung der Anode. Sobald sich aber Chilomonas aus dieser Richtung entfernt, muß es mit zwingender Notwendigkeit wieder in dieselbe zurückkehren. Es kann nämlich nach jeder Seite nicht mehr als 45° abweichen, ohne daß die Drehungsgeißel expansorisch erregt wird und es durch eine Drehung von etwa 360° sich wieder auf die Anode einstellen muß.

Die Beobachtung Verworn's, daß bei stärkeren Strömen mehr Individuen nach der Kathode gehen als bei schwachen, daß also die

anodische Galvanotaxis in eine kathodische übergeht, was vorher ziemlich unerklärlich war, dürfte ebenso, wie wir bei Opalina gefunden haben, in voller Uebereinstimmung mit der von uns nachgewiesenen Ursache der anodischen Galvanotaxis [1]) stehen.

Wir sehen also aus der hier entwickelten Auffassung, daß sich auch bei Flagellaten der Wechsel in der Richtung der Galvanotaxis bei verschiedenen Stromstärken ohne die Annahme einer Veränderung in der Art der polaren Erregung aus denselben Prinzipien wie bei Opalina zwanglos erklären läßt, und damit gewinnt die Untersuchung der anodischen Galvanotaxis bei Opalina zugleich ein allgemeineres Interesse.

II. Die kathodische Galvanotaxis.

Ludloff [2]) hat die Ursache der Achseneinstellung nach der Kathode in seiner interessanten Untersuchung allein der Verschiedenheit des motorischen Effekts zugeschrieben, den die in entgegengesetztem Sinne erregten Wimpern an beiden Körperseiten erzielen, und erklärt die Umkehr eines Paramaeciums, das im Moment der Schließung gerade in der Richtung nach der Anode schwimmt, aus dem Umstand, daß die Paramäcien nicht in einer geraden Linie, sondern in einer sehr langgestreckten Schraubenlinie schwimmen. Infolge der kleinen Seitenexkursionen von der geraden Linie aus, die Paramaecium unaufhörlich macht, kommt, wie Ludloff annimmt, das Infusorium bald in eine solche Lage zum Strom, daß der motorische Effekt der Wimpern auf der einen Seite verstärkt wird und das Tier somit gezwungen wird eine Wendung nach der Kathode zu machen. Es mag sein, daß dieser Umstand gelegentlich in Betracht kommen kann. Indessen scheint mir vor allem noch ein anderes Moment bei der Achseneinstellung und Bewegungsrichtung auch der kathodischen Infusorienformen eine Rolle zu spielen.

---

1) Vielleicht hat Pearl stärkere Ströme als Verworn und Pütter gebraucht, so daß er nur diese kathodische Galvanotaxis des Chilomonas beobachtet hat. In diesem Falle wäre es sehr erklärlich, daß die Flagellaten bei noch größerer Stromintensität kataphorisch nach der Anode getrieben werden; dann wäre aber die bei sehr schwachen Strömen vorhandene anodische Galvanotaxis, die Verworn beobachtet hat, Pearl völlig entgangen. Auf diese Weise ließen sich vielleicht die widersprechenden Angaben erklären.

2) l. c.

PEARL[1]) hat nämlich bei einer Menge Infusorien gezeigt, daß für die Richtung der Drehungen, welche sie unter dem Einfluß des galvanischen Stromes machen, um sich auf die Kathode einzustellen, ein von JENNINGS als „motor reflex“ bezeichneter Faktor beteiligt ist, indem die Drehungsrichtung von der Wirksamkeit bestimmter Wimpern bedingt erscheint. Das ist also dasselbe, was ich bei Opalina gefunden habe. PEARL aber erwähnt nicht weiter, wie dieser „motor reflex“ oder, wie ich es oben bezeichnet habe, der Mechanismus der Drehungswimpern, wirkt. Wie schon bemerkt, hat JENNINGS zuerst die Reflexmechanismen bei mechanischen und chemischen Reizen eingehender untersucht und gefunden, daß die Infusorien sich immer nach bestimmten Richtungen wenden.

Um den Drehungsmechanismus und seine Wirkungen bei einigen kathodisch galvanotaktischen Formen kennen zu lernen, habe ich Colpidium und Paramaecium hinsichtlich dieser Frage näher studiert und gefunden, daß sie sich, wie JENNINGS schon erwähnt, immer nach ihrer dorsalen Seite wenden. Um eine Drehung bei den Infusorien zu verstehen, können wir uns denken, daß die Wimpern auf der einen Seite kräftiger kontraktorisch als auf der anderen schlagen, oder daß sie auf der einen Seite expansorisch, während sie auf der anderen noch immer kontraktorisch schlagen. Es sind also zwei in ihrer Wirkungsweise verschiedene Drehungsmechanismen denkbar, und wir finden sie auch beide bei den Ciliaten realisiert. Expansorisch schlagende Drehungswimpern haben wir schon bei Opalina gefunden. Bei ihrer Wirkung muß natürlich das Tier nach derselben Seite drehen, wo die Drehungswimpern sitzen. Kontraktorisch wirkende Drehungswimpern, die zweite Art des Drehungsmechanismus, sind bei Colpidium und Paramaecium vorhanden, und bei ihrer Wirkung müssen selbstverständlich sich die Infusorien nach der dem Orte der Drehungswimpern entgegengesetzten Seite wenden. PEARL[2]) hat schon im wesentlichen richtig die auf dem vorderen ventralen Ende des Körpers sitzenden Wimpern bei Colpidium als „reflex cilia“ bezeichnet. Wir finden diese Drehungswimpern in Fig. 18 *Dr*, Taf. II, in ihrer Lage wiedergegeben. Bei Paramaecium schlagen, wenn das Infusorium eine Wendung macht, die am vorderen Körperpole und am vorderen Teile des Peristoms sitzenden Wimpern sehr stark kontraktorisch aus.

---

1) l. c.
2) l. c. Fig. 3 u. 4, p. 100—101.

Wir können sie daher wieder zweckmäßig als Drehungswimpern bezeichnen (Fig. 19 *Dr*, Taf. II). Wir haben also bei diesen und wahrscheinlich auch bei anderen kathodisch galvanotaktischen Infusorien durch Kontraktionsbewegungen wirkende Drehungswimpern. Durch ihre verstärkte Schlagbewegung nimmt der motorische Effekt der Wimpern auf der Ventralseite bedeutend zu, und die Tiere müssen somit dorsalwärts drehen. Die drehende Wirkung dieser Wimpern wird natürlich in beträchtlichem Grade dadurch erhöht, daß sie am vorderen Ende des Körpers gelegen sind. Daß diese Drehungswimpern auch bei Colpidium und Paramaecium für alle Reize viel erregbarer sind als die übrigen Körperwimpern, geht ohne weiteres aus der Thatsache hervor, daß sie bei dem leisesten mechanischen Reiz stark kontraktorisch schlagen und somit das Infusorium zwingen, eine Wendung zu machen. Daß aber auch die sämtlichen Wimpern dieses Tieres auf dieselbe Weise wie die Drehungswimpern bei Opalina auf einen Reiz antworten können, sieht man, wenn z. B. Paramaecium stark mechanisch oder chemisch gereizt wird. Dann schlagen nämlich die Körperwimpern kräftig expansorisch aus, und Paramaecium schwimmt eine Strecke rückwärts. Nach dieser Bewegung dreht es sich nach der Rückenseite und schwimmt wieder weiter nach vorn. Diese Drehung wird dabei durch die Kontraktionsschläge der Drehungswimpern bewirkt. Aus diesem Verhalten geht hervor, daß die Erregung bei den Drehungswimpern länger dauert als bei den übrigen Wimpern. Bei stärkeren Reizen werden sie erst expansorich erregt, und nach einer Weile gehen sie zu Kontraktionsbewegungen über, schlagen aber dann zunächst noch schneller als gewöhnlich, sind also noch ein wenig in Erregung.

Nachdem oben gezeigt war, wie bei Opalina die durch Expansionsschläge wirkenden Drehungswimpern eine Achseneinstellung nach der Anode hin hervorrufen, ist es auch ohne weiteres klar, daß kontraktorisch wirkende Drehungswimpern eine Achseneinstellung gegen die Kathode und eine Bewegung der Infusorien nach dieser Elektrode hin bewirken müssen, denn solange die Drehungswimpern kontraktorisch erregt sind, daß ist, solange sie anodisch gereizt sind, so lange müssen auch mit zwingender Notwendigkeit die Infusorien drehen. Erst wenn diese Wimpern expansorisch schlagen, entwickeln sie nicht mehr Energie als die entsprechenden Wimpern der anderen Seite. Dann erst kann das Infusorium ruhig vorwärts schwimmen. Eine solche Gleichgewichtslage erreichen Colpidium und Paramaecium und andere katho-

disch galvanotaktischen Formen erst mit ihrer Achseneinstellung nach der Kathode. Daher müssen auch diese Infusorien in der Richtung nach der Kathode schwimmen. Wir finden also, daß Paramaecium in erster Linie infolge der stark kontraktorisch schlagenden Drehungswimpern diejenige Lage ändern muß, in der es mit dem Vorderpole gegen die Anode und mit dem Hinterpole gegen die Kathode parallel zum Strom gerichtet liegt.

Wenn bei einigen Flagellaten die Drehungen dadurch bewirkt werden, daß die eine Geißel kräftiger kontraktorisch schlägt als die andere, so müssen selbstverständlich auch diese Formen sich nach der Kathode hin einstellen, da sie erst in dieser Achseneinstellung hinsichtlich des motorischen Effekts ihrer Geißeln eine Gleichgewichtslage gefunden haben. Da ferner, wie bei Opalina gezeigt wurde, die Wimpern in ihrer Expansionsphase nicht so viel Energie wie in ihrer Kontraktionsphase entwickeln, so müssen solche Flagellaten sich auch in dieser Stellung vorwärts, d. h. nach der Kathode hin bewegen.

Es zeigt sich also, daß der Drehungsmechanismus auch bei den kathodisch galvanotaktisehen Formen eine sehr wichtige Rolle spielt und daß die große und wichtige Verschiedenheit zwischen den anodisch und kathodisch galvanotaktischen Formen in ihrem Drehungsmechanismus zu suchen ist, daß die beiden Galvanotaxisarten durch die Art und Weise, wie dieser wirkt, bedingt sind.

Um das Hauptergebnis meiner Untersuchung noch einmal hervorzuheben, möchte ich also sagen: Wirken die Drehungswimpern durch Expansionsschläge, so wird das Infusorium gezwungen, nach der Anode zu schwimmen, wirken sie dagegen durch Kontraktionsschläge, so muß es nach der Kathode gehen. Es braucht keine verschiedene polare Erregung bei den anodisch und kathodisch galvanotaktischen Formen angenommen zu werden. Dieselbe polare Erregung, die Paramaecium zur Kathode treibt, zwingt Opalina zur Anode. Damit ist die angenommene Verschiedenheit zwischen diesen beiden Galvanotaxisarten auch weggefallen. Die anodische und die kathodische Galvanotaxis können somit nicht länger als zwei verschiedene Arten im früheren Sinne aufrecht erhalten werden, da sie nur

durch die Wirkungsweise des Drehungsmechanismus bedingt sind und, im Grunde genommen, dieselbe Reaktion auf die gleiche Wirkung des galvanischen Stromes auf die lebendige Substanz vorstellen.

Bevor ich meine Mitteilung schließe, möchte ich die Gelegenheit benutzen, dem Direktor des hiesigen physiologischen Instituts, Herrn Professor M. Blix, meinen herzlichsten Dank für die liebenswürdige Bereitwilligkeit auszusprechen, mit der er einen Arbeitsplatz und alle nötigen Hilfsmittel des physiologischen Instituts zu meiner Verfügung gestellt hat.

Tafelerklärung.

Fig. 1—8. Opalina ranarum in verschiedenen Stellungen zur Stromrichtung bei einer Stromstärke von 0,02—1 MA.

Fig. 9—14. Dasselbe bei einer Stromstärke von 2—3 MA.

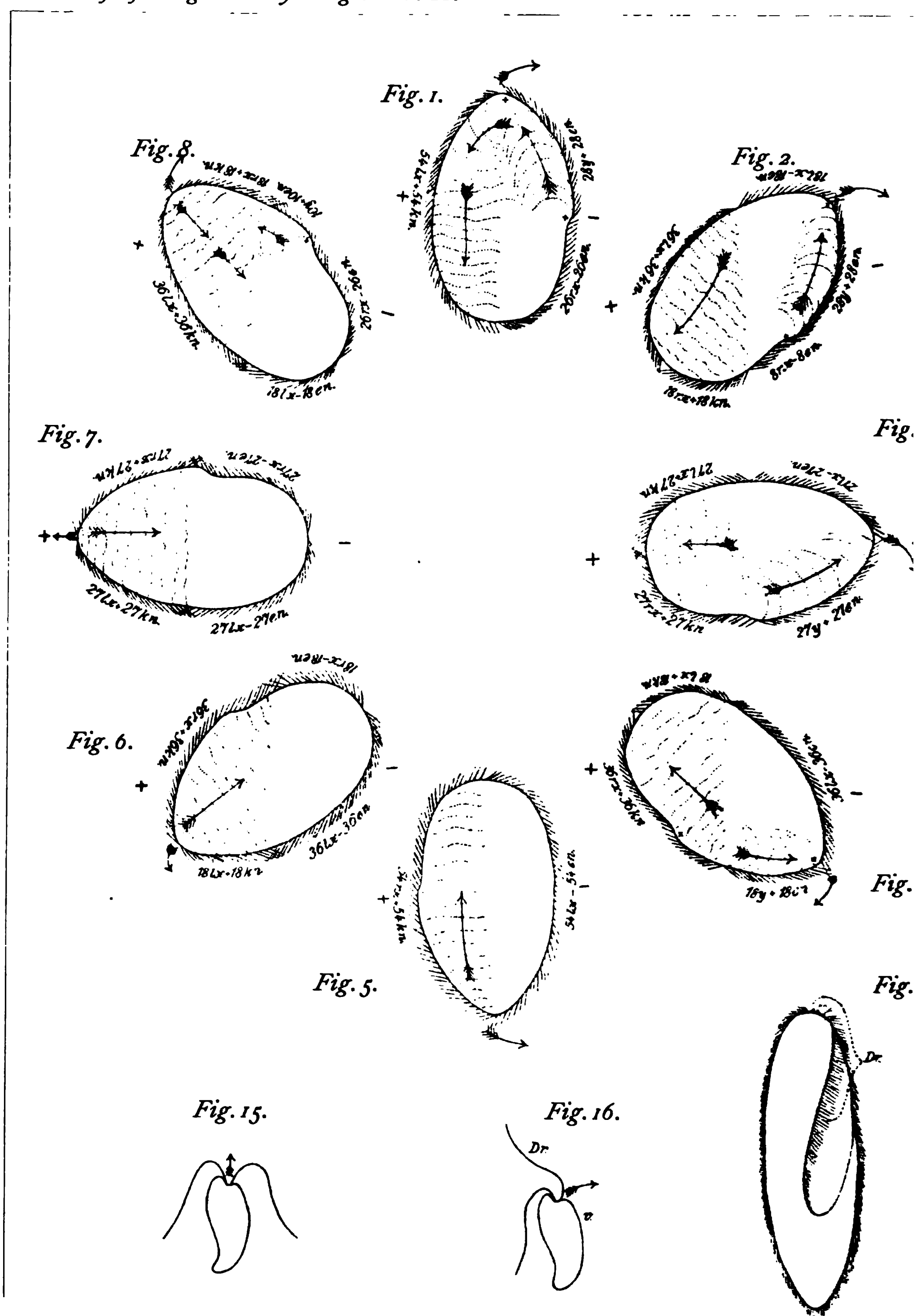
Fig. 15. Chilomonas paramaecium in unbeeinflußtem Zustand vorwärts schwimmend.

Fig. 16. Dasselbe mechanisch gereizt. *Dr* Die Drehungsgeißel. (Nach Jennings.)

Fig. 17. Dasselbe (a—h) in verschiedener Stellung zur Stromrichtung. *Dr* Die Drehungsgeißel.

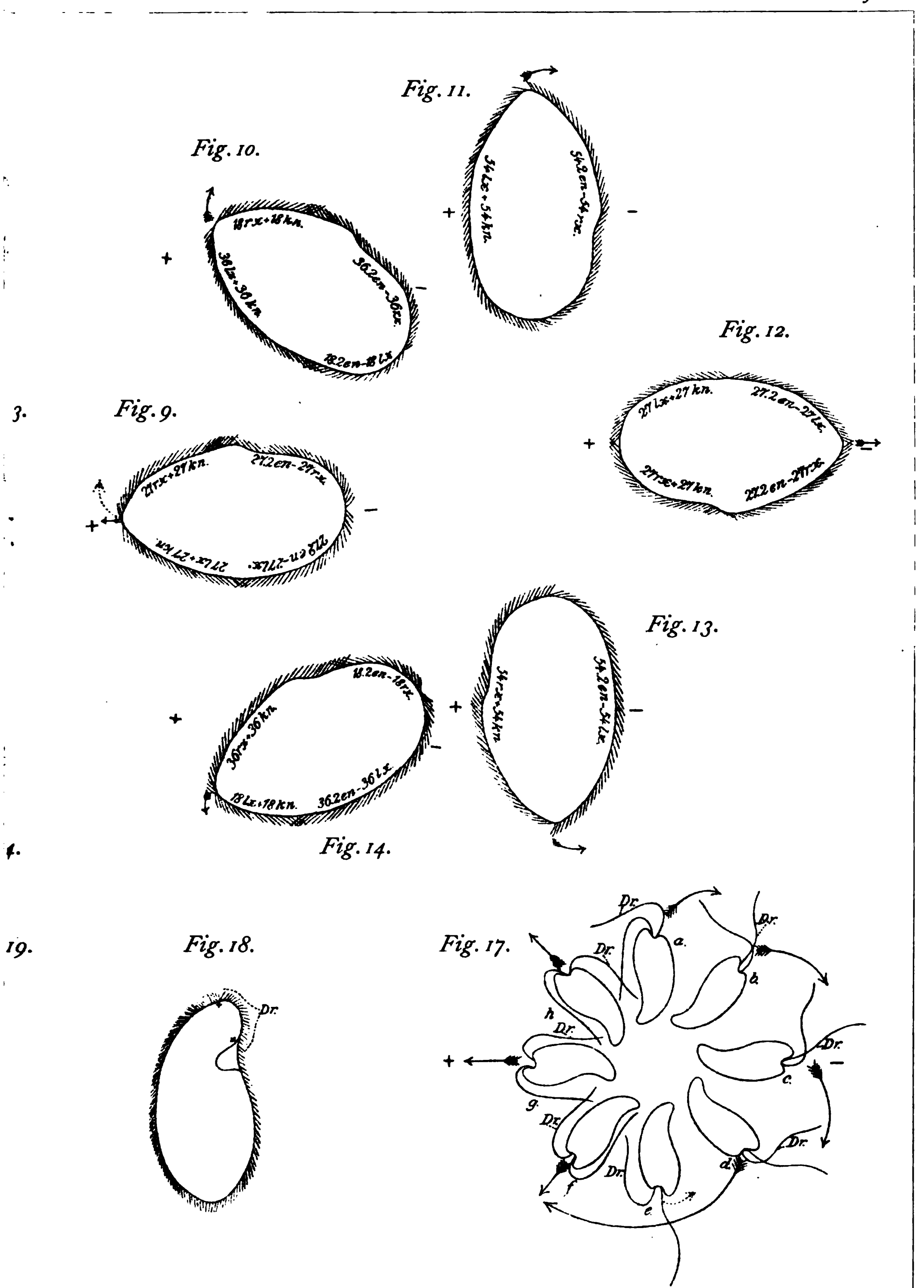
Fig. 18. Colpidium colpoda. *Dr* Die Drehungswimpern.

Fig. 19. Paramaecium caudatum.



H. Wallengren ges.

Verlag von Gus



av Fischer, Jena.

P. Weise, Lith., Jena.

Studien zur Biologie der Zelle.

Von Dr. Prowazek.

Mit 4 Abbildungen.

(Der Redaktion zugegangen am 14. Oktober 1902.)

Die ansehnliche Reihe von Hypothesen, die die Deutung der Funktion des Zellkernes zum Gegenstand haben, erhielt in der letzten Zeit von Seite Loeb's durch die geistreiche Ansicht, derzufolge der Kern als ein Oxydationsorgan der Zelle aufzufassen wäre, eine Bereicherung; er ging bei diesen seinen Erwägungen, auf gewisse Angaben Spitzer's [1]) sich stützend, von der Thatsache aus, daß kernlose Zellleibstücke nicht mehr in der Lage sind, die ihnen zukommenden Differenzierungen zu regenerieren, da eben ihre Oxydationsthätigkeit auf ein geringes Maß herabgesunken ist, wogegen andererseits zahlreichen Beobachtungen der Botaniker gemäß kernlose chlorophyllhaltige Zellstücke 5—6 Wochen noch zu leben im stande sind, weil bei der Assimilation der Kohlensäure stets Sauerstoff frei wird.

Da die intimen Stoffwechselvorgänge des Zelllebens uns derzeit fast gänzlich unbekannt und wir nur auf mehr oder weniger vage, sich stark widersprechende Theorieen [2]) angewiesen sind, kann natürlicherweise derzeit keine Entscheidung in dem oder jenem Sinne getroffen werden; aus diesem Grunde soll auch in den folgenden Zeilen eine Reihe von auf diesem Gebiete sich bewegenden Experimenten und Beobachtungen nur als ein bescheidener Beitrag im Sinne der hier angedeuteten Problemstellung mitgeteilt werden.

---

1) Spitzer hat den Beweis geliefert, daß die in Gewebsextrakten nachweisbaren, die Sauerstoffübertragung begünstigenden Oxydationsfermente der Gruppe der Nukleoproteïde beizuzählen sind. Allerdings ist die Oxydationsenergie der Oxydasen geringer als die, welche bei der Atmung auftritt. Vergl. „Die chem. Energie der lebenden Zellen“, Loew 1899, p. 157 u. f.

2) Vergl. die Hypothese der „intramolekularen Atmung“ von Pflüger etc., andererseits die Ansicht von Kassowitz, derzufolge sich der Sauerstoff nie an der Synthese der Protoplasmamoleküle beteiligt — dann die Ansicht von Driesch in den „Org. Regulationen“ etc.

Es wurden Untersuchungen über die Lebensdauer kernloser Teilstücke der Protozoenzelle, ihre Lebenserscheinungen, vor allem aber über die Anwesenheit von freiem Sauerstoff in ihrem Protoplasma und deren Oxydationsthätigkeit längere Zeit nach der Operation angestellt; dabei leistete das von WITT entdeckte, von EHRLICH in die mikroskopische Technik eingeführte Neutralrot wichtige Dienste; es ist ein basischer, in „neutraler“ Lösung orangerötlicher Farbstoff, der leicht in eine farblose Form umschlägt und alsdann ein Leukoprodukt liefert, aber, wie selbst Reagenzglasversuche beweisen, leicht in die gefärbte Oxyform bei Anwesenheit von freiem Sauerstoff übergeführt werden kann. Bei Anwesenheit von Säuren färbt er sich dunkelrot oder bisweilen violettrot, während eine gewisse Gelbrotfärbung auf Alkalescenz hindeutet.

In der lebenden Zelle färben sich mit diesem Farbstoft: a) Granula verschiedener vitaler Dignität, die entweder Vorstufen weiterer Inhaltskörper wie des Pigmentes (Salamanderlarve) sind, oder aus schleimartigen Substanzen (LEYDIG'sche Zellen der Salamanderlarve) bestehen, ferner wie die Entoplasmakörnchen der Paramäcien, die um die Nahrungsvakuole vorkommen, zu der Verdauung in einer gewissen Beziehung stehen, oder aber nur fettartige Granulationen darstellen; b) mit dem Farbstoff tingieren sich verschiedene tote Stoffwechselprodukte und Nahrungsvakuolen der Protozoen; c) können ihn auch die Vakuolen unter Umständen aufnehmen, z. B. die Vakuolen in den Schleimzellen der Hippocampusembryonen, die Vakuolen in den Drüsenzellen der Utriculariablasen, sowie gelegentlich die pulsierenden Vakuolen der Paramäcien (alkalisch) und die Exkretvakuolen des Euplotes harpa (sauer); d) der Kern erfährt nur unter besonderen Umständen eine tinktorielle Durchtränkung, wie beim Paramaecium unter dem Einfluß der RÖNTGEN-Strahlen; regelmäßig färbt er sich in einer mehr gelbroten Nüance in den Schaumzellen der dem Tiere entnommenen Ciona-Eier, während die tieferen Testazellen mehr dunkelrot gefärbt sind; auch sind einzelne Schaumwaben tingiert. Die Kerne noch junger Schaumzellen sind schon gefärbt und unterliegen erst später der von FLODERUS genauer verfolgten Chromatolyse. In den MALPIGHIschen Gefäßen der Fliegen färben sich die Kerne, vornehmlich aber die Nukleolen mehr alkalisch, die Kerne und das Protoplasma der Nährzellen der Eier dagegen stark diffus sauer. e) Schließlich nimmt merkwürdigerweise das Protoplasma der Infusorienzelle in manchen Fällen lokal den Farbstoff auf; so ist das Vorderende des Colpidium colpoda und vielfach auch die Stirnlamelle des Euplotes rötlich verfärbt.

Bei den Infusorien wird der Farbstoff **nicht allein** durch das Cytostom bei der Bildung der Nahrungsvakuolen aufgenommen; denn bei einem Paramaecium wurde durch Druck das Cytostom herausgesprengt, so daß keine Nahrungsvakuolen gebildet werden konnten, und doch färbten sich die Entoplasmakörnchen und die alten schon abgelösten Nahrungsvakuolen, die Flüssigkeit gelangt also allseitig diffusiv[1]) ins Innere; immerhin ist der Flüssigkeitswechsel nicht ausgiebig genug, denn nach $^1/_2$ Stunde pulsierten die Vakuolen etwas verlangsamt, und zwar die vordere Vakuole (Zimmertemperatur etwa 18°) 35, 36, 40, 39, 35, 44, 41, die hintere Vakuole 36, 35, 37, 38, 30, 40, 39, 43.

Die kernlosen Stücke wurden bei Colpidium durch geeignetes Drücken auf das Deckglas, bei größeren Formen aber durch das Zerschneiden, beim Paramaecium, das ziemlich empfindlich ist und bald nach der Kernentfernung zerfließt und abstirbt, durch Sauerstoffmangel gewonnen. Die Methode des Einlegens in eine 5-proz. Zuckerlösung (nach FISCHER und KOLKWITZ, Naturw. Wochenschr., Bd. 12, 1897, No. 24) wurde, um chemische Nebenwirkungen auszuschalten, nicht in Anwendung gebracht. — Da der Schwerpunkt der vorliegenden Untersuchung in dem Verhalten des Vitalfarbstoffes kernlosen Stücken gegenüber beruht, wurde von einer weitläufigen Besprechung der sonst auch allbekannten, grundlegenden Untersuchungen von BALBIANI, GRUBER, NUSSBAUM, HOFER, VERWORN etc. abgesehen.

I. Die Paramäcien (P. *caudatum* EHRB.) wurden zunächst vorsichtig in ausgekochtes Wasser gebracht, vital gefärbt und sodann das Deckglas des fertiggestellten Präparates sorgfältig mit Kanadabalsam umschlossen. Den Sauerstoff könnte man zwar sicherer und schneller durch Absorptionsmittel entfernen, wie etwa Pyrogallol, Eisenoxydul etc., von KÜHNE wurde in diesem Sinne Ferrum hydrogenio reductum sowie H-Gas empfohlen; doch ist man in allen diesen Fällen vor chemischen Nebenwirkungen nicht sicher. In unserem Falle sind nach 2 Stunden fast alle P. erstickt.

Zunächst schwimmen die Tiere unruhig hin und her, die innere Körnchenströmung wird langsamer, unregelmäßiger, und die Körnchen sammeln sich stellenweise an, die Vakuolenfrequenz erleidet eine Verlangsamung; die Bildung der Nahrungsvakuolen wird eingestellt und das Corticoplasma erscheint im Verhältnis zu dem hellen va-

1) Diesbezüglich vgl. die Diskussion über die Aufnahme der Farbstoffe bei L. RHUMBLER, „Allgem. Zellmechanik", Ergebn. der Anatomie u. Entwickelungsgesch., Bd. 8, 1898, und FISCHEL, „Untersuch. über vitale Färbung", Anatom. Hefte, Heft 52/53, 1901.

kuoligen Entoplasma körnig und dunkel. Die Cilien schlagen langsam, oft büschelweise, und nicht selten stellen sich Zerfließungserscheinungen ein, bei denen besonders das Hinterende längere Zeit persistiert (LOEB, KÖLSCH). Der Kern stirbt zunächst ab, er wird rundlich, körnig, trübe, und manchmal hebt sich die Kernmembran blasig ab. Nach LOEB wird unter Einwirkung des H-Gases auch der Kern als ein dunkles Gebilde sichtbar.

Vor allem erfahren die Entoplasmakörnchen und peripheren Pelliculakörnchen eine Entfärbung, beziehungsweise sie verschwinden spurlos. Es findet also eine Reduktion statt. Später, sobald die Tiere thatsächlich abgestorben sind, tritt auf einer bestimmten Stufe merkwürdigerweise eine diffuse Entoplasmafärbung auf, um hernach abermals zu schwinden. Es müssen postmortal noch chemische Umlagerungen bis jetzt unbekannter Art eintreten, und es sind die diffusen Färbungen der Zellen nach dem Absterben nicht einfache Absorptions- und Imbibitionserscheinungen im Sinne von LEE und P. MAYER.

Hebt man nun früher, sobald nur der Kern abgestorben ist, das Deckglas vorsichtig ab, so werden bald die Entoplasmakörnchen in ihre Oxyform abermals übergeführt, ja färben sich gelegentlich dunkler, violettrötlich, die Trichocysten nehmen vielfach einen gelbrötlichen (alkalisch) Farbenton an. Einigemal färbte sich auch das Protoplasma. Setzt man frisches, ungefärbtes, filtriertes Kulturwasser zu, so tritt oft die Färbung früher ein; dies scheint insofern richtig zu sein, als man auch annehmen könnte, daß das Leukoprodukt schneller als der Farbkörper diosmiert und hernach in der geschädigten Zelle auf irgend einem anderen Wege jene Gebilde prämortal den neuen Farbstoff speichern. Setzt man dagegen frisches Neutralrot zu, so erscheinen die Farben nur lebhafter. Es können also offenbar ohne Kerneinfluß auch Oxydationen der apoplasmatischen Körnchen, ja unter Umständen des Protoplasmas selbst erfolgen.

Dieser Versuch wurde mannigfach variiert. Die Tiere lebten im Maximum 35 Minuten. — Chilodon uncinatus stirbt bei Sauerstoffmangel zunächst ab, dann folgt Paramaecium, während Colpidium lange Zeit (fast 12 Stunden) unter denselben ungünstigen Bedingungen noch gerade leben kann. Das Sauerstoffbedürfnis der verschiedenen Formen ist verschieden, doch dürfte dabei die freie Oberfläche und ihre Größe nicht allein ausschlaggebend sein.

II. Colpidium colpoda (EHRB):

C. eignet sich besonders für derartige Versuche. Nach der Verwundung bilden sich an der Operationsstelle zwar sehr langsam

die schützenden Niederschlagsmembranen[1]) aus, und es kommt vor, daß noch 2 Minuten danach einzelne Teile des Zellleibes von anderen Individuen geradezu „zerfahren“ werden. Mächtig sind die Niederschlagsbildungen bei der Vaucheria, wo nach der Verwundung bei der hernach erfolgenden amöboiden Ausbreitung die abgerundeten Protoplasten die Niederschlagshülle wie eine enge fremde Schale verlassen.

a) Abgesprengte C.-Vorderenden verfärben gleichfalls in Neutralrot ohne Kerneinfluß ihr Vorderende sowie die enthaltenden Körnchen. Sie leben maximal 39 1/2 Minuten. Ohne Kerngegenwart findet auch noch die Verdauung teilweise statt: Die gebildete Nahrungsvakuole wird rötlich verfärbt, nach 1/4 Stunde wurde sie dunkelrot, nach 19 Minuten wurde ihr Inhalt zusammengerafft, und es leuchtete peripher um den Nahrungsballen eine helle Zone auf. (Normaler Verdauungsverlauf: Der Nahrungsinhalt wird rosa verfärbt, nach 3 Minuten bildet sich der helle Hof aus, nach 6 Minuten macht sich der Säureeinfluß (dunkelrot) bemerkbar. Später tritt eine mehr alkalische Reaktion vielfach ein.]

b) Abgesprengte kernlose Hinterteile des C. leben maximal 20 Minuten und bringen gleichfalls ihre Einschlüsse in der Oxyform zur Darstellung.

c) Durch geeigneten Druck kann man alles Entoplasma herausdrücken, so daß auf diese Weise nur ein heller Ektoplasmasack gleichsam zurückbleibt, der oft vielfach spiralig eingerollt wird, da der Kontraktion der Myoneme kein Widerstand mehr geleistet wird; auch hier färben sich die Körnchen, stellenweise auch das Protoplasma in einer rötlichen Nüance. Einmal wurde noch eine Vakuole mitabgelöst, die sich in 24 Sekunden entleerte und später, zur Seite gedrängt, anscheinend völlig verschwand. Diese Fragmente leben maximal 10 Minuten.

d) Auch Entoplasmateile kann man herauspressen, die sich sodann abrunden und später manchmal ihre Nahrungsvakuolen ausstoßen — ja einmal entstand in einem solchen Teil eine neue Vakuole, die sich nach 11 1/2 Minuten einseitig entleerte. Diese Erscheinung ist ein Beweis, daß die Existenz der Vakuolen nicht gerade an ganz bestimmte Orte des Zellleibes und an das Ektoplasma gebunden ist. Maximal lebten diese Teile 35 Minuten. Am längsten leben demnach abgerissene Vorderteile, dann Entoplasmateilstücke, dann hintere Teile des Zellleibes und schließlich am kürzesten Ektoplasmareste.

---

1) Vgl. PROWAZEK, Beiträge zur Protoplasmaphysiologie. Biolog. Centralbl., Bd. 21, p. 94.

In diesem Sinne wäre wohl eine Untersuchung kernloser Plasmastücke von Interesse, die soeben sich excystierenden Zellen, oder Zellen, die eben aus der Konjugation hervorgingen, sowie Zellen, deren Chromatin aus irgend welchem Grunde hyperplastisch wurde, angehört haben. Abgestoßene sog. Diminutionsteile eines Euplotes harpa, dessen Chromatin das Plasma infiltrierte, lebten nur 1 Stunde. Stylonychiafragmente, die bei der Excystierung entstanden, lebten 24 Stunden.

NUSSBAUM konnte dagegen kernlose Teilstücke einer Gastrostyla vorax, also auch einer Hypotrichine ganze 2 Tage am Leben erhalten. STOLC züchtete kernlose Amöben einen ganzen Monat.

III. PLATO (Ueber Gonokokkenfärbung mit Neutralrot in lebenden Leukocyten, Berl. klin. Wochenschr., 1899) führte im Sinne der LOEB-schen Theorie an, daß gefärbte Gonokokken, sobald sie aus dem centralen körnigen Teil der Leukocyten in den homogenen Randsaum gestoßen werden, sich entfärben. Die Randzone wäre dann wegen ihrer Kernferne besonders reduktionskräftig.

Auf Grund von Beobachtungen an kleinen Amöben ist man aber berechtigt, anzunehmen, daß die kleinen Körnchen sich thatsächlich nicht entfärben, sondern gleichsam, im „Rollstrom" absinkend, in eine andere Einstellungsebene geraten und durch ihren Glanz eine Entfärbung vortäuschen. Ein geringer Exkurs mit der Mikrometerschraube berichtigt sofort den Irrtum. Uebrigens bleiben die Neutralrotgranula in den hyalinen Lappen unreifer Seeigeleier, die beim Spermazusatz meist ausgesendet werden (SCHENCK) in ihrer gefärbten Form gleichfalls erhalten.

Im Anschluß an die Experimente mit überlebenden kernlosen Infusorienfragmenten wurden auch diesbezügliche Versuche an Algen angestellt, und da stellte sich unter anderem zunächst heraus, daß nicht alle Algenfragmente eine so lange Zeitspanne ohne Kernbeeinflussung zu leben im stande sind, daß dieses vielmehr von der specifischen Protoplasmalabilität abhängt; auch spielt dann die Zahl der diesbezüglichen Chloroplasten dabei keine wichtige Rolle. So lebten fast gleich große Vaucheria-Fragmente mit 4 Chloroplasten $1^1/_2$ Stunde und andere mit 8 Chloroplasten nur $^1/_2$ Stunde.

IV. Eine andere Gruppe von Experimenten hatte die durch Schütteln kernlos gemachten Seeigeleier (des Echinus microtuberculatus BL.) zum Gegenstand. Mit Neutralrot färben sich, wie schon FISCHEL angiebt, in den Seeigeleiern in erster Linie feinere Granula, daneben aber auch einzelne größere, unregelmäßige Granulationen. Im allgemeinen färben sich die reifen Eier nicht gleich, manche nehmen den Farbstoff sehr leicht auf, andere widerstehen ihm

längere Zeit, bei manchen ist die Färbung mehr gelbrötlich, bei anderen dagegen blaurötlich.

Diese Erscheinung deutet wohl auf derzeit nicht so streng definierbare, chemische Unterschiede im reifenden Protoplasma hin. Auch hier wurden in analoger Weise wie beim Paramaecium Erstickungsversuche eingeleitet, und zwar einmal mit Anwendung des Druckes, das andere Mal ohne Druckeinfluß. Im ersteren Falle waren zunächst nach $2^3/_4$ Stunden die blaß gefärbten Eier schon entfärbt, während gerade die kernlosen Teile oft längere Zeit die Granulationen in der Oxyform festhielten.

Diese Thatsache stimmt aber vortrefflich mit der Beobachtung von Stolc (Ueber das Verhalten des Neutralrots im lebenden Protoplasma, Zeitschr. f. allgem. Physiologie, Bd. 1, 1902; citiert nach Ref. Pütter, Zool. Centralbl., No. 16/17) an kernlosen Amöben überein, die auch längere Zeit den Farbstoff festhielten; der genannte Autor stellt sich vor, daß der Farbstoff mit den färbbaren Elementen sehr labile Verbindungen eingehe, die im kräftigen normalen Stoffwechselgetriebe alsbald problematisch werden, in kernlosen Fragmenten sich aber aus dem erwähnten Grunde länger erhalten. Ohne Druckeinfluß traten die Entfärbungserscheinungen später ein.

Gefärbte Seeigeleier, die in ausgekochtes Seewasser mit Spermazusatz gebracht wurden, wurden zwar, sofern man durch eine Kanadabalsamschicht [1]) den Sauerstoffzutritt absperrte, befruchtet, es hob sich auch die charakteristische Hülle ab, es kam jedoch zu keiner Furchenbildung mehr. Nach Loeb werden bei Sauerstoffmangel die Zellwände der Furchungszellen von Ctenolabrus auch verflüssigt, etwas Aehnliches gilt nach Budgett für die Zellmembran der Infusorien. Aus den skizzierten Versuchen geht zunächst hervor, daß kernlose Protoplasmateile längere Zeit leben können und daß auf die Lebensdauer nicht allein oxydativ wirkende Inhaltsorganoide den Einfluß haben, daß vielmehr sowohl an apoplasmatischen (Granula) wie auch, was in unserem Falle wichtiger ist, an autoplasmatischen (Colpidium) Protoplasmastrukturen in einer charakteristischen Färbung sich kennzeichnende Oxydationen nach vorhergegangenen Reduktionen (Paramaecium) eintreten können, obzwar der Kern schon entfernt oder abgestorben war. Uebrigens hat Verworn in seiner Allgemeinen Physiologie, 1895, p. 501 in demselben Sinne einen negativen Beweis geliefert, indem er darauf hingewiesen hat, daß in einer sauerstoff-

1) Kanadabalsam eignet sich besser als Oel, da dieses gar zu rasch wie die Fette und Seifen dem Wasser den Farbstoff entzieht und farbstoffspeichernd wirkt.

freien Atmosphäre sowohl die kernhaltigen, als auch die kernlosen Teilstücke des Infusorienzellleibes gleichzeitig zu Grunde gehen, daß also die Atmung unabhängig vom Kern erfolgt.

In Verbindung mit den oben mitgeteilten Versuchen an Seeigeleiern wurden gleichzeitig weitere Experimente über die sogenannte parthenogenetische Entwickelung unter Einfluß von Entwickelungsreizen ausgeführt, wobei aber cytologische Untersuchungen etwa über die Bildung der Centrosomen und eventuelle Basalkörperchen der verhältnismäßig später und am Grunde der Gefäße schwimmenden Larven außer acht gelassen wurden, da dieser Teil der Fragestellung meines Wissens gleichzeitig von anderen Seiten in Angriff genommen wurde.

Für die erwähnte Entwickelung sollten verschiedene Salze, vor allem aber verschiedene organische Extrakte als Auslösereize wirksam sein. In diesem Sinne wurde unter anderem noch Magnesiumsulfat, Harn, Speichel, Blutserum, Extrakt aus Suberites massa, Actinia equina L. und Leibeshöhlenflüssigkeit von Spirographis Spallanzanii in Anwendung gebracht. Die Eier wurden etwa 2 Stunden in den Flüssigkeiten belassen und dann ins Seewasser, das mehrmals gewechselt wurde, übertragen; aus Speichel und Magnesiumsulfat wurden Blastulae und Gastrulae, die längere Zeit unbeweglich waren, gezüchtet, bei Harnzusatz wurden in erster Linie Strahlungen, dann aber auch abnorme Furchungen erreicht. Im Blutserum trat ab und zu nur eine Kernteilung ein.

Von besonderem Interesse waren jedoch die Erscheinungen, die sich an Seeigeleiern, die mit der zerriebenen Leibeshöhlenflüssigkeit der Spirographis Spallanzanii behandelt wurden, darboten; sobald man nämlich die Eier nach 2 Stunden ins reine Wasser übertrug, so bewegten sie sich ganz nach Art der Amöben, es tauchten in ihnen innere Fontäneströme, die von der Amöbenbewegung her sattsam bekannt sind, auf und rissen nicht selten den Kern fort, während am Hinterende vielfach bruchsackartige Divertikel nach Art des „Zottenbesatzes“ der Amöben zum Vorschein kamen. Ein derart sich amöboid bewegendes Ei wurde kontinuierlich gezeichnet, zwei Serien solcher Stadien, und zwar die Serie Fig. 1 a—e und die spätere Serie f—h, mögen hier wiedergegeben werden.

Vielfach trachteten derartige Eier einzelne noch erhaltene Leibeshöhlenkörper (Eläocyten) des Wurmes zu „umfließen“, indem offenbar nach den von RHUMBLER festgestellten Importgesetzen des Amöbenkörpers lokal auf einen chemisch-mechanischen Reiz hin die Oberflächenspannung eine Veränderung erfuhr, bei der Berührung mit dem Eläocyten eine größere Adhäsion an ihn gewann, und das

Ei so successive den Fremdkörper an sich zog; zum geringeren Teil spielte aber die amöboide Beweglichkeit des Eies dabei eine Rolle, vielmehr war dabei die Veränderung der äußeren Oberfläche

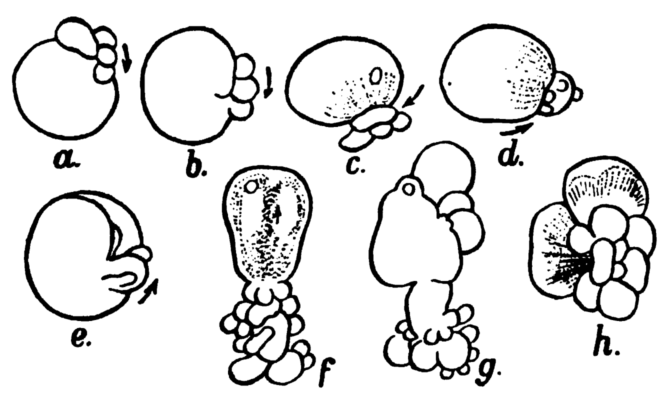


Fig. 1.

(vergl. folgende Agglutination) maßgebend, durch die die Adhäsion zu Fremdkörpern die Adhäsion dieser zum umgebenden Wasser überwog, und sie daher in das Innere des Eies importiert werden mußten (Fig. 2). Dieses gilt sowohl für reife als unreife Eier. Die

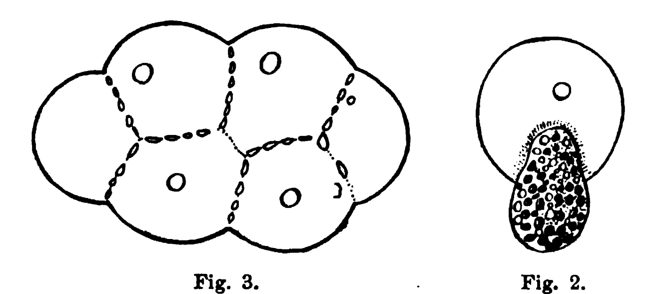


Fig. 3. Fig. 2.

auf die geschilderte Weise „durchgewirbelten“ Eier entwickelten, befruchtet — sofern sie nur nicht gar zu arg geschädigt wurden — normale Blastulae, ein Beweis, das für eine normale Entwickelung von Anfang an keine bestimmt orientierte Intimstruktur des Protoplasmas nötig ist.

Nach einiger Zeit zeigten die mit der Leibeshöhlenflüssigkeit, seltener die mit Speichel und Serum behandelten Eier ein interessantes Agglutinationsphänomen (Fig. 3), indem 2—4, ja 6 Eier zu einer Art von Syncytium verschmolzen, wobei vielfach zwischen den einzelnen Individuen ganz nach Art der Intracellularlücken des Amphibienschwanzes (F. E. Schulze) Intercellularvakuolen auftauchten

(Fig. 3). Diese Erscheinung ist sowohl von zoologischem als auch botanischem Interesse, denn sie bietet uns einen Anhaltspunkt für die Erklärung des Entstehens der Intercellularen bei der Regeneration und Wundheilung, sobald die Zellen der beiden Wundränder am Wege der Cytolisthesis zusammengetreten sind. Vielfach führte man die Intercellularbrücken auf Reste der Centralspindel zurück, die also in solchen Fällen nicht zu einem FLEMMING'schen Zwischenkörper zusammengerafft werden dürfte, doch kann man sich an Zellen des Molluscum contagiosum vom Vorhandensein eines solchen Körpers neben fertigen Intercellularriffen überzeugen. Offenbar werden durch die Leibeshöhlenflüssigkeit peripher im Seeigelei nach einiger

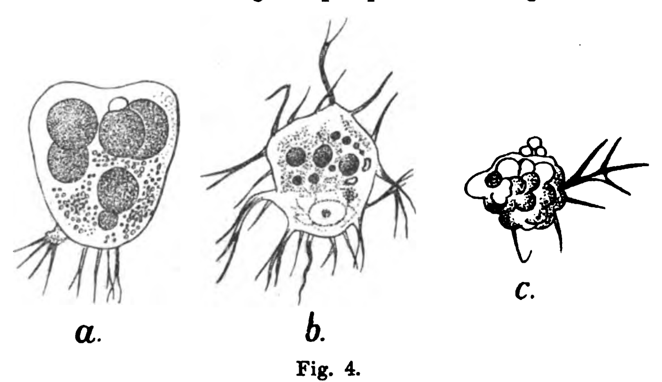


Fig. 4.

Zeit Eiweißstoffe niedergeschlagen und in eine klebrige, schwerlösliche Substanz übergeführt, wie dies nach KOBERT bei Erythrocyten, die mit Crotin, Ricin oder Abrin behandelt werden, der Fall ist. Auf diese Weise könnte man, sofern man die Eier früher einer geeigneten Schüttelprozedur unterworfen hat, vielleicht weitgehende Eiverschmelzungen und Rieseneier erzielen, die vom entwickelungsmechanischen Standpunkt so interessant sind [1]).

Diese Experimente wurden im September ausgeführt; die eigentliche Laichzeit des E. microtuberculatus war für den Triester Golf schon vorbei, trotzdem blieben noch einzelne reife Eier im Eierstock übrig, die nun auf eine sonderbare Weise degenerierten. Auch fand man oft innerhalb der deutlicheren Gallerthülle vampyrellaartige Zellen, die das dotterhaltige Plasma in Ballenform verzehrten (Fig. 4 a u. b). Schließlich erhielten sie eine morulaartige Oberfläche, die Pseudopodien wurden starr, und die stark geschwächte Zelle wandelte sich in einen Krümelkörper um (Fig. 4c).

Triest, September 1902.

1) Vergl. Biolog. Centralbl., Bd. 21, p. 91—95, 144—145, 383—384.

Geformte Sekrete.

Von W. Biedermann.

(Aus dem physiologischen Institut zu Jena.)

Mit 4 Tafeln.

(Der Redaktion zugegangen am 19. August 1902.)

Im Jahre 1877 veröffentlichte Nathusius v. Königsborn unter dem Titel „Ueber nicht celluläre Organismen“ ein merkwürdiges Buch, welches in mehr als einer Hinsicht größere Beachtung verdient hätte, als ihm thatsächlich zu teil wurde. Sieht man ab von der Tendenz, die sich ausdrücklich gegen die Zellenlehre wendet und die ganze Darstellung nachteilig beeinflußt, so liegt eine Fülle von gut beobachteten Thatsachen vor, die wohl geeignet sind, das Interesse des Morphologen in gleichem Maße wie das des Physiologen wachzurufen. Mit besonderem Nachdruck wird darauf hingewiesen, daß alle jene Produkte der Zellenthätigkeit, die man gewöhnlich als „Cuticulargebilde“ zusammenzufassen pflegt, weit entfernt, homogen zu sein, zum Teil so außerodentlich komplizierte Strukturverhältnisse darbieten, daß anscheinend nur die Annahme einer selbständigen Lebensthätigkeit und eines besonderen Gesetzen gehorchenden Wachstums übrig bleibt.

Demjenigen, der sich etwas näher mit der sehr umfangreichen Litteratur über Skelett- und Stützsubstanzen bei Pflanzen und Tieren beschäftigt, wird es nicht entgehen können, daß ganz ähnliche Ideen vielfach auch noch in allerneuester Zeit geäußert wurden und noch werden, und daß die anscheinend so scharfen Grenzen zwischen lebendiger Substanz der Zelle und nicht lebendigem Produkt derselben keineswegs so leicht zu ziehen sind, wie gemeiniglich angenommen wird. Ich werde Gelegenheit finden, später auf diesen Punkt noch ausführlicher zurückzukommen.

Es dürfte kaum ein Beispiel geben, welches mehr geeignet wäre, die hier obwaltenden Schwierigkeiten klar vor Augen zu führen, als die in Bezug auf Kompliziertheit und Zweckmäßigkeit der Struktur gleich wunderbaren Schalen der Mollusken, namentlich der größeren marinen Gastropodenformen. Hier handelt es sich ohne allen Zweifel um ein „geformtes Sekret“, dessen fast rein anorganische Masse in gar keinem Verhältnis zu der der absondernden einschichtigen Zellenlage steht, mit der es nicht einmal in dauernder fester Verbindung bleibt und dessen feinerer Bau gleichwohl mit dem der kompliziertesten „Gewebe“ wetteifert.

Ich habe den Versuch gemacht, den Anteil zu bestimmen, welchen Krystallisationsprozesse an der Ausgestaltung solcher Kalkgebilde besitzen, und es ist mir gelungen zu zeigen, daß gewisse einfachere Formelemente, entweder einzeln oder in gesetzmäßiger Weise gruppiert, sich in der That als Produkte einer verhältnismäßig einfachen chemischen Reaktion aus anorganischen Lösungsgemischen erhalten lassen. Es darf auch zugegeben werden, daß die Entstehung einer Kalklage vom Bau der (sphäritischen) Prismenschicht einer Anodonta auf diese Weise mechanisch verständlich geworden ist, soweit überhaupt bei Krystallisationsprozessen von mechanischem Verständnis gesprochen werden kann.

Ein weiter Schritt trennt uns aber noch immer von einem physiologischen Verständnis der aus feinsten Kalkfasern gebildeten Gastropodenschalen, deren Struktur so verwickelt und dabei zugleich so erstaunlich zweckmäßig erscheint, daß wir der Annahme eines wie immer gearteten formenden Einflusses der lebendigen Substanz nicht entraten und es nicht gar so verwunderlich finden können, wenn Nathusius der Schale selbst noch ein eigenes Leben und Wachstum zuerkennen wollte.

Wenn es sich bei den Molluskenschalen um typische und unbestrittene Beispiele „geformter Sekrete“ handelt, so hat man doch, wie ich glaube, auch noch in vielen anderen Fällen das Recht, von solchen zu sprechen. In erster Linie gilt dies von den unzähligen, durch Mannigfaltigkeit der Form und Farbe sowie durch die außerordentliche Verschiedenheit der Funktion gleich ausgezeichneten Chitinbildungen der Arthropoden, die in demselben Sinne als Produkte specifisch gearteter Epithelzellen (der sogen. „chitinogenen Zellen“) anzusehen sind, wie die Kalkschalen der Mollusken. Die Gleichartigkeit der physiologischen Bedeutung dieser letzteren und des Exoskeletts der Arthropoden als feste, mechanisch oft äußerst widerstandsfähige Schutzhülle der Weichteile legt den

Gedanken nahe, ob nicht, wenigstens in manchen Fällen, der gleichen Funktion auch die gleiche oder doch wenigstens vergleichbare Struktur entspricht. Wäre dem so, so würde sich hier offenbar in erwünschtester Weise Gelegenheit bieten, den physiologischen Ursachen der Gestaltung und Anordnung derartiger Zellprodukte unter wesentlich einfacheren Bedingungen nachzugehen, als bei den Mollusken. Da für alle nicht verkalkten Chitinbildungen Krystallisationsprozesse als formende Ursache von vornherein ausgeschlossen sind, so könnte es sich hier nur um Momente handeln, welche entweder noch innerhalb der Substanz der lebendigen Zellen wirksam sind, oder um eine Beeinflussung des bereits vorhandenen, aber noch nicht geformten organischen Zellproduktes durch äußere oder innere Kräfte.

Eine Durchsicht der einschlägigen spärlichen Litteratur zeigte mir sehr bald, daß, von einigen älteren Angaben abgesehen, die herrschenden Vorstellungen über den feineren Bau der Arthropodenskelette sehr einer wünschenswerten Klarheit ermangeln, und ich sah mich daher darauf angewiesen, mir zunächst durch eigene Untersuchung Aufschluß über die wesentlichsten Punkte zu verschaffen. Ich wendete mich dabei zunächst an möglichst hartschalige große Käfer, und der Zufall spielte mir gleich eine Anzahl Objekte in die Hand, welche meine Vermutungen in ungeahnter Weise bestätigten.

Ich bin meinem verehrten Kollegen Geheimrat W. Müller für die Auswahl und freundliche Ueberlassung von Käfern zu großem Danke verpflichtet, desgleichen Seiner Excellenz Herrn Geheimrat v. Kölliker, der mich ebenfalls mit wertvollem Untersuchungsmateriale unterstützte.

I. Die histologische Struktur des Chitinskeletts der Käfer und Crustaceen.

In Bezug auf den feineren Bau des Chitinpanzers der Insekten liegt schon aus dem Jahre 1842 eine vortreffliche Untersuchung von Hermann Meyer vor (Müller's Arch., 1842, p. 12): „Ueber den Bau der Hornschale der Käfer“, in welcher Mitteilung gemacht wird über eine höchst merkwürdige Struktur aller Hartgebilde von Lucanus cervus. Meyer untersuchte die Skelettteile nach längerem Macerieren in Kalilauge (tage-, wochenlang), wobei dieselben nach und nach entfärbt wurden und eine knorpelige Konsistenz annahmen. Er spricht von einem äußeren und inneren „Epidermisüberzug“, der aus nebeneinander gereihten polygonalen Zellen bestehen soll. Auch Leydig (2) konstatierte nicht nur beim Hirschkäfer

sondern auch bei anderen Insekten (Scarabaeus, Anoplia, Locusta, Forficula, Tettigonia) eine zellige Zeichnung der Oberfläche, beurteilt dieselbe aber schon ganz richtig als nicht direkt auf eine Zusammensetzung aus Zellen hindeutend. Von großem Interesse sind Meyer's Angaben über den feineren Bau der Mittelschicht des Panzers. Er beschreibt dieselbe „als eine glashelle Masse, welche von zahlreichen schwarzen Linien durchschnitten wird". Diese Zeichnung wird durch mehrere Reihen von Parallellinien in regelmäßigem Abstande von 0,008 mm hervorgebracht. „Die Richtungen der verschiedenen Reihen von parallelen Linien durchkreuzen sich immer in Winkeln von 45 oder von 90°." Besonders schön ist die Zeichnung, „wenn die Kreuzungsstellen mehrerer Reihen von parallelen Linien sich einander decken; ist dies der Fall, dann ist die glashelle Masse mit vielen in regelmäßigen Abständen voneinander befindlichen achtstrahligen schwarzen, sternförmigen Figuren übersät". „Die erwähnte Masse läßt sich leicht in mehrere dünne Platten spalten, die dünnsten Platten erkennt man dann als zusammengesetzt aus glashellen Stäben, welche scharf begrenzte, dunkle, parallele Ränder haben. Die einzelnen Stäbe lassen keine feinere Struktur erkennen. Wird dagegen eine einfache Stabschicht unter dem Deckglas gedrückt, so bemerkt man vielfach zahlreiche Anastomosen der nebeneinander liegenden Stäbe. Die anastomosierenden Aeste gehen unter spitzen Winkeln von den Stäben ab und legen sich nach kurzem Verlaufe an den benachbarten Stab an. Oft sind diese Anastomosen so regelmäßig, daß auf ganzen Strecken die durch dieselben gebildeten Maschen dieselbe Größe und Gestalt zeigen. In den anastomosierenden Aesten läßt sich auch eine recht bemerkbar angedeutete Längsstreifung erkennen, worin vielleicht ein Hinweis auf feinere Formelemente der Stäbe liegt."

Auf Querschnitten der Schale erkennt man, daß je nach der Dicke derselben eine verschieden große Zahl von Stabschichten in die Bildung der Schale eingeht. Meyer zählte deren bis zu 16. Manchmal fällt namentlich an den Flügeldecken ein Querschnitt so aus, daß man abwechselnd der Länge nach liegende und quer durchschnittene Stäbe hat.

Die Beobachtungen von H. Meyer haben in der Folge nur wenig Beachtung gefunden, was wohl zum Teil darauf zurückzuführen sein dürfte, daß ihre Mitteilung von keinen Abbildungen begleitet war, ohne die man sich nur schwer eine Vorstellung von den wunderbaren Strukturverhältnissen, um die es sich hier handelt, bilden kann. Auch die einzige später (1855) von Leydig gegebene Figur eines

Durchschnittes durch die Flügeldecke von Lucanus cervus entspricht den wirklichen Verhältnissen nur zum Teil. Er findet die Chitinhaut beim Hirschkäfer aus 0,004—0,006''' breiten Schichten zusammengesetzt, die ihrerseits aus „cylindrischen Massen“ (MEYER's „glashelle Stäbe“) bestehen, die in den aufeinander folgenden Schichten in gekreuzter Richtung verlaufen und die LEYDIG den Bindegewebsbündeln in der Haut höherer Tiere gleichstellt. 10 Jahre früher hatte auch C. SCHMIDT (4) bei Gelegenheit physiologisch-chemischer Untersuchungen die Beobachtung gemacht, daß das Chitinskelett verschiedener Insekten einen ausgeprägt faserigen Bau besitzt. Nachdem er Flügeldecken (z. B. von Melolontha) successive mit Wasser, Alkohol, Aether und schließlich mit mäßig konzentrierter Kalilauge in der Wärme ausgezogen hatte, bis sie farblos und durchsichtig erschienen, sah er „mehrere Lagen scharf begrenzter Faserschichten so übereinander gelagert, daß über jeder Längsfaserschicht eine Querfaserschicht u. s. w. lag, so daß das Ganze mit den in der obersten Schicht steckenden unveränderten Haaren den Anblick eines regelmäßigen zierlichen Gitters darbot“ (C. SCHMIDT).

KÖLLIKER (5) gedenkt eines solchen Baues bei den Flügeldecken von Dytiscus marginalis und zwar erschienen hier die „Fasern“ nicht in Form dickerer Stäbe, wie bei Lucanus cervus, sondern wie bei den Anneliden so, „daß sie eine dichte, feine, in drei Richtungen sich kreuzende Streifung bedingten“. In Bezug auf die mögliche Entstehungsweise dieser Streifen betont KÖLLIKER, „daß dieselben keinen besonderen histologischen Elementen ihren Ursprung verdanken, sondern durch ein sekundäres Zerfallen des ursprünglich als weiche homogene Masse ausgeschwitzten Chitins entstehen“, eine Erklärung, die nach KÖLLIKER „für alle Fasern in Cuticularbildungen Anwendung finden möchte“.

Ueberall, wo die Chitinschicht dünner ist, wie an den Verbindungshäuten der Leibesringe, bei dünnen Flügeln, kleinen Tieren mit zarten Hautskeletten, manchmal aber auch bei stärkeren Chitinlagen, wie beim Skorpion, bei Heuschrecken, Blatta-Arten u. a., erscheint die Cuticula nach KÖLLIKER homogen oder lamellös geschichtet.

In der ganzen neueren Litteratur habe ich diese merkwürdigen Strukturverhältnisse chitiniger Teile nicht wieder erwähnt gefunden, und scheint in zoologischen Kreisen ziemlich allgemein die Vorstellung verbreitet zu sein, daß die Chitinhüllen der Arthropoden sich aus mehr oder weniger zahlreichen übereinander geschichteten,

homogenen Lamellen aufbauen, die hier und da, entsprechend ihrem Ursprung, eine mosaikartige Zellenzeichnung erkennen lassen und meist von gröberen oder feineren, oft äußerst zahlreichen Porenkanälen senkrecht durchbohrt werden. Wie wenig dies mit den thatsächlich gegebenen Verhältnissen stimmt, wird sich zur Genüge aus den folgenden Mitteilungen ergeben.

Ich will die Schilderung meiner eigenen Befunde ebenfalls mit dem „klassischen Objekte“ Meyer's, dem Hirschkäfer (Lucanus cervus) beginnen, bei welchem die hier in Betracht kommenden Strukturverhältnisse so überaus deutlich ausgeprägt sind, daß man wohl mit Recht behaupten darf, ihre Kenntnis bilde die unerläßliche Voraussetzung zu einem richtigen Verständnis aller anderen Chitinstrukturen. Es hängt dies vor allem damit zusammen, daß die Elemente des „Chitingewebes“, wie man mit Rücksicht auf den histologischen Bau wohl zu sagen berechtigt wäre, hier so groß und ihre Anordnung und gegenseitigen Beziehungen daher so leicht zu übersehen sind, daß sozusagen ein einziger Blick auf ein entsprechendes Präparat genügt, um selbst bei nur geringer Vergrößerung sofort das Wesentliche erkennen zu lassen.

Läßt man Skeletteile vom Hirschkäfer einige Tage in starker Kalilauge bei einer Temperatur von etwa 30° macerieren, so läßt sich eine dunkelbraun gefärbte dünne oberste Chitinlamelle mit Leichtigkeit abheben, welche, wie dies schon Meyer beschrieb, ganz deutlich polygonal gefeldert erscheint, eine Zeichnung, die ganz unverkennbar als Abdruck der flächenhaft ausgebreiteten Epithelschicht aufzufassen ist, deren zuerst gebildetes Produkt eben die äußerste Chitinschicht darstellt, die wie eine Art harten farbigen Emails die darunter gelegenen, später abgelagerten und nur schwach oder gar nicht gefärbten Lamellen überzieht. Sie ist in anderen Fällen auch Trägerin der äußerst mannigfaltigen Skulpturen und bedingt nicht nur die gerade bei Käfern so häufigen prachtvollen metallischen Strukturfarben, sondern ist nicht minder häufig der Sitz objektiv nachweisbarer Pigmente. Ich möchte gleich hier mit besonderem Nachdruck betonen, daß die zuerst gebildete, älteste Chitinschicht sich nicht nur hinsichtlich ihrer Struktur, sondern offenbar auch bezüglich ihrer chemischen Zusammensetzung ganz wesentlich von allen später abgelagerten Lamellen unterscheidet. Sie vermittelt bei den Insekten in erster Linie die Farbenanpassung des Exoskelettes, während diese der Festigkeit desselben zu dienen haben und daher durch eine besondere „funktionelle Struktur“ im Sinne Roux's ausgezeichnet sind.

Es wird im folgenden meine Aufgabe sein, vor allem diese letzteren zu besprechen, indem ich mir vorbehalte, die sogenannten Strukturfarben des Chitins zum Gegenstande einer besonderen Mitteilung zu machen.

Am übersichtlichsten treten uns die mechanisch bedeutsamen Strukturverhältnisse des Chitinpanzers an Teilen entgegen, deren Beanspruchung eine verhältnismäßig einfache ist, wie beispielsweise an den Flügeldecken oder am Femur der Beine. Hier kommt es vor allem auf Druck- und Biegungsfestigkeit an, und wir finden, daß diesem Bedürfnisse durch die Struktur in außerordentlich vollkommener Weise Rechnung getragen ist, indem eine größere oder geringere Zahl dünner Lamellen übereinander geschichtet sind, von denen jede aus parallel nebeneinander liegenden, ziemlich breiten, bandartigen Streifen oder Fasern besteht, deren Richtung sich in benachbarten Schichten in der Regel annähernd rechtwinklig kreuzt (Fig. 1). Bei der großen Durchsichtigkeit der ganzen inneren Skelettschichten kann man sich von diesem Verhalten schon in der Flächenansicht durch Heben und Senken des Tubus sehr leicht überzeugen, und macht dann ein solches geschichtetes Chitinplättchen bei schwächerer Vergrößerung ganz den Eindruck einer aus Bändern geflochtenen Matte, wobei nur die sich kreuzenden Bänderlagen in verschiedenen Ebenen gelegen sind. Noch deutlicher tritt dieser Bau bei Untersuchung von feinen Querschnitten hervor (Fig. 2), die zugleich erkennen lassen, daß jenen Streifen eigentlich lange, von der Seite her etwas zusammengedrückte Stäbchen entsprechen, die wie die Scheite in einem Holzhaufen abwechselnd gekreuzt übereinander geschichtet liegen. Bei genauerem Studium eines Flächenpräparates, wie man es am einfachsten aus der äußeren Wand des Femur nach Maceration in Kalilauge und Entfernung der braunen Emailschicht erhält, erkennt man, daß die Bänder nur selten auf längere Strecken hin unverzweigt verlaufen, sondern sich stellenweise spalten oder auch, wie dies schon von Meyer beschrieben wurde, durch kurze, schräg verlaufende Anastomosen seitlich miteinander zusammenhängen. Dadurch entsteht ein geflechtartiges Gefüge, welches oft sehr an das Bild der Blätterschichten der Gastropodenschalen erinnert, wenn dieselben von der Schmalseite der einzelnen Elemente her gesehen werden. Gewöhnlich erfolgt die Spaltung der Bänder genau in der Mittellinie, so daß der Länge des Spaltes entsprechend zwei nur halb so breite Bänder dicht nebeneinander verlaufen, um sich später wieder zu vereinigen. Manchmal tritt eine solche Spaltung nur auf ganz kurze Strecken ein. Dabei ist der

Verlauf der Bänder ein fast vollkommen gerader oder nur ganz schwach gekrümmt. Von dieser Regel kommen jedoch an anderen Skelettteilen sehr bemerkenswerte Ausnahmen vor.

Es muß noch erwähnt werden, daß die Achsenrichtung der Fasern in den einzelnen übereinander gelagerten Lamellen sich unter sehr verschiedenen Winkeln scheidet, wenn auch eine annähernd rechtwinklige Kreuzung im allgemeinen vorwaltet.

Es bedarf kaum des besonderen Hinweises, daß eine Struktur, wie die eben am Femurskelett des Hirschkäfers geschilderte, der mechanischen Beanspruchung der betreffenden Teile in ausgezeichneter Weise angepaßt ist. Handelt es sich doch hier nicht, wie bei den Extremitätenknochen der Wirbeltiere, vorwiegend um Druckwirkungen, welche sich parallel der Längsachse fortpflanzen entsprechend der Last des darauf ruhenden Körpers, sondern infolge der seitlich schrägen Stellung der Beine im wesentlichen um die Notwendigkeit, einer Verbiegung Widerstand zu leisten. Ein hoher Grad von Elasticität und Biegungsfestigkeit ist hier die Vorbedingung genügender Brauchbarkeit, und dieser wird offenbar durch den geflechtartigen Charakter der Struktur am besten Genüge geleistet.

Wenden wir uns nun zur Betrachtung des feineren Baues dickerer, eine größere Druckfestigkeit bietender Skelettteile, so begegnen wir zwar im wesentlichen immer derselben Elementarstruktur, dem Aufbau aus übereinander geschichteten faserigen Lamellensystemen, aber der Verlauf der „Fasern“ erleidet dann mannigfache Abänderungen. Als einen besonders interessanten Typus möchte ich den eines netzartigen Geflechtes erwähnen, weil das Bild einer solchen Lamelle so außerordentlich an die feinere Struktur gewisser Bindegewebshäute erinnert, daß man fast unwillkürlich auf eine solche Parallele hingewiesen wird.

Man werfe einen Blick auf die Fig. 3, Taf. III, welche, von der Fläche gesehen, einen kleinen Teil einer Chitinlamelle aus den inneren Schichten des Brustpanzers vom Hirschkäfer darstellt, so wird man gewiß erstaunt sein, eine Art der Verflechtung der „Fasern“ zu finden, wie sie sonst nur von Bindegewebszügen oder glatten Muskelbündeln bekannt ist. In flachen Bogen, und vielfach miteinander durch kurze Anastomosen verbunden, umziehen rechtwinklig sich kreuzende Bündel der für den Hirschkäfer so charakteristischen breiten durchsichtigen Fasern rundliche Räume, welche an einem solchen Flächenpräparat sehr fein und dicht punktiert erscheinen. Das Ganze sieht aus wie ein grobes, rundmaschiges Netz, bei welchem

die Maschen nicht von einzelnen Fäden, sondern von Bündeln solcher umgrenzt werden.

Es muß ausdrücklich erwähnt werden, daß derartig gebaute Chitinlamellen keineswegs durch die ganze Dicke des Brustschildes verbreitet sind, sondern vorwiegend die inneren Schichten zusammensetzen, während die äußeren einen ähnlichen Bau zeigen, wie auch die Flügeldecken, d. h. aus grobfaserigen (gebänderten) Lamellen bestehen, deren histologische Elemente sich in benachbarten Schichten unter wechselnden Winkeln, und oft annähernd rechtwinklig, überkreuzen.

Stellenweise begegnet man in den Skelettteilen des Hirschkäfers einer Struktur, wie sie bei anderen Käfern überall als typisch und charakteristisch gefunden wird. Man denke sich im Flächenbilde die einzelnen parallel übereinander verlaufenden, bandartigen Streifen in ausgiebiger Weise miteinander verschmolzen, so daß nur kurze, den Grenzlinien entsprechende Spalten die Sonderung der einzelnen Elemente andeuten, so erhält man schließlich eine gleichartige dünne Chitinlamelle, die der Achsenrichtung der Bandfasern entsprechend von meist nur kurzen, schmalen Spalten durchschnitten wird, also in gewissem Sinne eine gefensterte Haut, wie sie in sehr vergröberter Form in den elastischen Platten der Arterienwände bei Wirbeltieren gegeben ist. Wir werden später noch andere Fälle kennen lernen, wo dieser Vergleich sich ganz unmittelbar aufdrängt.

Er erscheint übrigens auch insoferne durchaus gerechtfertigt, als die Substanz der Lamellen, bezw. der Bandfasern vielfach noch eine weitere feinere Struktur erkennen läßt, und zwar eine Zusammensetzung aus äußerst dünnen Fäserchen, so daß jede Bandfaser eigentlich als ein Fibrillenbündel aufzufassen ist. Am deutlichsten tritt ein solches Verhalten an Stellen hervor, wo die Bänder, wie in der erwähnten Netzformation, bogig geschwungen verlaufen oder bei normalem geraden Verlauf durch die Präparation gedehnt und verbogen wurden. Auch am Rande von Präparaten, wo oft stellenweise Bandfasern, losgerissen, streckenweise frei herausragen, erkennt man in der Regel leicht die Fibrillierung derselben durch eine zarte, aber doch ganz deutlich ausgeprägte Längsstreifung. Die Aehnlichkeit mit Bündeln fibrillären Bindegewebes springt in solchen Fällen sofort in die Augen. Es ist bekannt, wie schwer es ist, an manchen Objekten eine solche feinfaserige Struktur trotz ihres unzweifelhaften Vorhandenseins mikroskopisch nachzuweisen, und sei hier nur an die Grundsubstanz des Knorpels und Knochens, sowie an glatte Muskel-

fasern und den Achsencylinder erinnert. Ich stehe daher nicht an, auch dort, wo beim Hirschkäfer die Elemente der Chitinlamellen anscheinend ganz homogen sind, eine Zusammensetzung aus feinsten Fibrillen anzunehmen, und hoffe, diese Annahme noch durch die in der Folge zu schildernden Befunde an anderen Chitinbildungen stützen zu können.

Wenn es sich bei dem geschilderten Bau des Chitinpanzers vom Hirschkäfer ohne allen Zweifel um zweckmäßige Anpassungen an die Funktion oder, um mit Roux zu sprechen, um „funktionelle Strukturen“ handelt, so durfte man erwarten, bei gleichem Strukturprinzip doch wesentlich verwickelteren Verhältnissen überall dort zu begegnen, wo durch die besondere Beanspruchung auch eine besondere Kraftleistung und Festigkeit bedingt wird, wie dies beispielsweise bei den Kiefern und wohl auch der äußerst harten Kopfkapsel der Fall ist. Die zu mächtigen, geweihartigen Fortsätzen umgestalteten Oberkiefer des männlichen Hirschkäfers bieten nach genügender Erweichung durch Maceration in Kalilauge ein vorzügliches Material zur Untersuchung des feineren Baues der Chitindecke auf Schnitten, die sich hier infolge der Dicke des Objektes schon mit dem Rasiermesser in den verschiedensten Richtungen leicht führen lassen. Jeder senkrecht zur Achse des eine hohle, ziemlich dickwandige Röhre bildenden Hornes geführte Schnitt läßt den geschichteten Bau der Wand schon bei ganz schwacher Vergrößerung auf das deutlichste erkennen und bietet bei starker Vergrößerung das zierliche Bild, wie es in Fig. 4 darzustellen versucht wurde. Man sieht wieder, wie die histologischen Elemente in den aufeinander folgenden Lamellen sich winklig, oft unter nahezu 90° kreuzen, nur sind es nicht wie an den Flügeldecken und Beinen Stäbchen von rundlichem Querschnitt, sondern vielfach ziemlich hohe, flachgedrückte, bandförmige Streifen, die, auf der schmalen Kante stehend. wie die Blätter eines Buches in langer Reihe parallel nebeneinander liegen. Erfolgt die Ueberkreuzung in benachbarten Schichten annähernd rechtwinklig, so bieten sie sich einerseits von der Fläche als anscheinend homogene oder zart-längsstreifige Bänder dar, die in sich zurücklaufend, flache Ringe bilden, deren Ebene mit der Ebene eines Querschnittes zusammenfällt, während dieselben anderseits senkrecht zur langen Achse querdurchschnitten erscheinen. In der Regel nimmt die Breite der Bänder nach innen. also in den zuletzt abgelagerten Schichten, ab, so daß die Form der Querschnitte dort mehr den rundlichen Stäbchen der übrigen Skelettteile entspricht. Auf Grund des später zu schildernden optischen Verhaltens erscheint es

zweifellos, daß auch die breiten Chitinbänder des Hirschkäferhornes aus feinsten Fibrillen, welche der Achse parallel verlaufen, zusammengesetzt sind.

Es würde den wirklich gegebenen Verhältnissen nicht entsprechen, wenn man sich die Struktur der Chitinwand des hohlen Oberkiefers von Lucanus cervus durchweg so regelmäßig dächte, wie es bei der Betrachtung einzelner Stellen des Querschnittes den Anschein gewinnt; vielmehr ist der Verlauf der einzelnen Elemente (Fasern oder Bänder) innerhalb der konzentrisch das Lumen umziehenden Schichten, und zwar auch in einer und derselben Lamelle, ein vielfach wechselnder. Es kommt zum Auskeilen oder zur Spaltung einer Schicht zwischen benachbarten, wodurch wieder die Verlaufsrichtung der histologischen Schichtenelemente in mannigfacher und sehr wechselnder Weise beeinflußt wird.

Man wird sagen dürfen, daß die Chitinwand des Oberkiefers vom Hirschkäfer im allgemeinen aus einem System konzentrisch angeordneter Lamellen besteht, welche den centralen Hohlraum wie ineinander gesteckte Röhren umziehen und von denen jede einzelne aus zahllosen langen, flachgedrückten Chitinbändern sich aufbaut. Regel ist es nun, daß in unmittelbar benachbarten Lamellen die Verlaufsrichtung der Bänder sich kreuzt, so daß, während die eine Röhre aus horizontal übereinander geschichteten Ringen besteht, von denen jeder ein in der Fläche zusammengebogenes Chitinband darstellt, die nächstfolgende aus radiär und mit der langen Achse parallel der Röhrenachse gestellten, ebensolchen Chitinbändern besteht, deren Breite (Höhe) mit der Richtung der Radien des Querschnittes zusammenfällt. Daß aber vielfach Ausnahmen von dieser Regel vorkommen, das ergiebt sich schon aus der Untersuchung etwas dickerer Querschnitte. Tritt nämlich bei einer gewissen Einstellung die geschilderte Abwechslung im Bau der einzelnen Schichten deutlich hervor, so sieht man häufig bei Senken des Tubus, wie das eine oder andere, vorher glatte Band radiär gestreift erscheint und umgekehrt, was offenbar nur so zu erklären ist, daß auch in der Richtung der Längsachse einer bestimmten Schicht die Verlaufsrichtung der einzelnen bandförmigen Elemente in ähnlicher Weise abwechselt, wie man es sonst nur in nebeneinander gelegenen, konzentrischen Lamellen zu beobachten Gelegenheit findet. Es grenzen mit anderen Worten auch in der Längsrichtung einer und derselben Lamelle hier und da Flächen und Querschnitte der Chitinbänder aneinander, indem diese innerhalb der Röhrenwand streckenweise der Länge nach,

segmentweise aber auch ringförmig, den Hohlraum umgreifend, verlaufen.

Die „funktionelle Struktur“ erscheint daher im gegebenen Falle kaum minder kompliziert als beispielsweise in der Wand eines Röhrenknochens vom Wirbeltier. Schon hier möchte ich auf gewisse, ganz unverkennbare Analogieen mit dem Verlauf der Fibrillen in den konzentrischen Lamellen eines Havers'schen Systems hinweisen, die, wie wir sehen werden, in anderen Fällen noch viel deutlicher hervortreten und sich besonders auch bei der Untersuchung im polarisierten Lichte geltend machen.

Die verwickelte Anordnung der Chitinfasern resp. Bänder tritt besonders auffallend an schrägen Flächenschnitten durch die Wand eines Hirschkäferhornes hervor (Fig. 5). Man sieht, wie sich die einzelnen durch übereinstimmende Richtung ihrer Elemente ausgezeichneten Bänderzüge in der mannigfachsten Weise und unter den verschiedensten Winkeln durchkreuzen und verflechten, obschon der Grundtypus der Struktur, die Uebereinanderlagerung gekreuzter Bänderschichten, immer deutlich erkennbar bleibt. Stellenweise erhält man den Eindruck, als ob vielfach ein Uebertritt der Elemente einer Schicht in eine benachbarte erfolgte, und obschon es schwer ist, an Schnitten über diesen Punkt sicheren Aufschluß zu erhalten, so kann ich doch auf Grund zahlreicher Beobachtungen kaum zweifeln, daß ein solcher Austausch der Strukturelemente unmittelbar aneinander grenzender Schichten unter Aenderung ihrer Verlaufsrichtung thatsächlich vorkommt. Doch scheint dies nur in dickeren, sehr harten und durch besondere Festigkeit ausgezeichneten Skelettteilen des Hirschkäfers der Fall zu sein.

Eine sehr wertvolle Ergänzung der Beobachtungsresultate über den feineren Bau des Chitins liefert die Untersuchung im polarisierten Licht. Abgesehen von einigen ziemlich unbestimmten Angaben Valentin's (6) habe ich hierüber in der Litteratur nur noch eine Bemerkung V. v. Ebner's (7) aufgefunden (l. c. p. 209). Er giebt an, daß man „an Chitinhäuten der Insekten, welche keine komplizierte Struktur besitzen, in der Regel negative Doppelbrechung an Falten und Querschnitten, mit Beziehung auf die Flächennormale als Achse, findet, während die reine Flächenansicht fast neutral oder nur schwach doppelbrechend wirkt“. Um so mehr war ich daher durch das überaus charakteristische optische Verhalten dünner Lamellen des Hirschkäferskelettes überrascht, das in auffallendster Weise dem des fibrillären Bindegewebes gleicht. Bekanntlich zeigt dieses letztere im natürlichen Zustande

deutlich doppelbrechende Eigenschaften, mögen die Fasern gestreckt oder wellig gebogen sein. Nachdem bereits BREWSTER (1815) und ERLACH (1847) die Doppelbrechung gewisser bindegewebiger Gebilde, wie besonders der Sehnen, beobachtet hatten, stellte W. MÜLLER (1861) ausgedehntere Untersuchungen hierüber an und schloß aus dem Umstande, daß Querschnitte von Sehnen, die genau senkrecht zur Fibrillenachse getroffen sind, in allen Azimuten dunkel bleiben, daß die Fibrillen positiv einachsig doppelbrechend sind, und daß die optische Achse der Richtung der Fibrillen entspricht. Untersucht man Bindegewebsbündel zwischen gekreuzten Nicols, so erscheinen sie hellleuchtend in allen Lagen, außer wenn die Achse der Fibrillen mit den Polarisationsebenen der Nicols zusammenfällt. In Balsam untersucht, treten an dickeren Bündeln intensive Interferenzfarben auf. Genau dasselbe Verhalten wie dünne Sehnenbündel zeigen nun zwischen gekreuzten Nicols auch die Fasern (Fibrillenbündel) des Hirschkäferpanzers. Hat man solche in einschichtiger Lage oder ganz isoliert vor sich, so erscheinen sie im dunkeln Gesichtsfeld des Polarisationsmikroskopes hellleuchtend, wenn ihre Längsachse mit den Polarisationsebenen der Nicols einen Winkel von 45° bildet, dagegen völlig dunkel, wenn sie denselben parallel verläuft.

Durch Einschaltung eines Gipsplättchens (Rot. I. Ordn.) läßt sich ferner auch leicht die Lage der Elasticitätsachsen ermitteln. Man findet auch hier ein ganz gleiches Verhalten wie bei Sehnenfasern: die längere Achse der Elasticitätsellipse entspricht der Längsrichtung der Fasern resp. Chitinbänder. Höchst charakteristisch gestaltet sich infolge der erwähnten optischen Eigenschaften der Strukturelemente des Chitins im gegebenen Falle das Bild von dünnen Querschnitten zwischen gekreuzten Nicols (Fig. 6). Bei entsprechender Lagerung erscheinen nämlich diejenigen Schichten, welche Reihen querdurchschnittener Bänder entsprechen, dunkel, und bleiben es auch bei Drehung des Objekttisches, während die zwischen liegenden Schichten, deren Faserrichtung in die Ebene des Objekttisches fällt, immer dann hellleuchtend hervortreten, wenn sie mit den Polarisationsebenen der Nicols einen Winkel von 45° bilden. Denkt man sich daher den Querschnitt einer Chitinröhre, deren Wand aus übereinandergelagerten Schichten von Chitinfasern besteht, die sich abwechselnd rechtwinklig kreuzen, indem sie einmal parallel der Längsachse des Rohres, anderenfalls aber kreisförmig gebogen in Ebenen verlaufen,

welche die Röhrenachse rechtwinklig schneiden, wie es annähernd im Horn des Hirschkäfers der Fall ist, so wird ein solcher Chitinring im dunklen Gesichtsfeld des Polarisationsmikroskopes ein ganz ähnliches Bild geben, wie etwa ein HAVERS'sches Lamellensystem des Knochens.

Während die den Querschnitten der Fasern (Bänder) entsprechenden Schichten allerorts dunkel erscheinen, leuchten die anderen dort, wo die Tangente des Ringes unter $\pm$ 45° geneigt liegt, am hellsten auf, erscheinen aber dort schwarz, wo die Tangente unter 0° und 90° orientiert ist. Diese teilweise hellen Ringe, in welchen die Chitinfasern in der Ebene des Ringes verlaufen, zeigen sich daher, als Ganzes betrachtet, durchzogen von einem dunklen Kreuz, dessen Arme unter 0 und 90° orientiert sind. Es mag nicht unerwähnt bleiben, daß an etwas dickeren Querschnitten des Hirschkäferhornes die längsgefaserten Schichten bei entsprechender Lage des Präparates zwischen gekreuzten Nicols nicht gleich hell erscheinen. Der Grund dieses Verhaltens liegt, wie man bald findet, darin, daß, wie schon erwähnt wurde, in einer und derselben Lamelle die Verlaufsrichtung der Chitinbänder in der Richtung der Achse des Hornes vielfach wechselt, so daß, wenn der Schnitt nicht sehr dünn ist, stellenweise quergetroffene Bänder unter oder über solchen liegen, die in der Ebene des Schnittes verlaufen. Da die ersteren nun stets dunkel bleiben, so vermindern sie natürlich die Helligkeit der letzteren um so mehr, je mehr sie an Masse überwiegen.

Ich habe im Anschluß an v. EBNER's Beobachtungen an Sehnen auch einige Dehnungsversuche gemacht und mich überzeugt, daß auch in dieser Beziehung zwischen kollagenen und Chitinfibrillen Uebereinstimmung besteht, indem die ursprünglich vorhandene positive Doppelbrechung der letzteren durch Dehnung in der Richtung ihrer Längsachse unzweifelhaft verstärkt wird.

Hat man sich erst über die Struktur des Hirschkäferskelettes orientiert, so wird es leicht, einen nahe verwandten Typus zu verstehen, wie er uns in den Hartgebilden des Nashornkäfers und in ganz gleicher Weise auch bei Smaragdesthes africana und anderen Lamellicorniern entgegentritt.

Oryctes nasicornis.

Die Flügeldecken bieten hier ein vorzügliches Untersuchungsmaterial, wenn man sie in derselben Weise, wie dies schon oben geschildert wurde, einer vorläufigen längeren Behandlung mit Kalilauge unterwirft. Hat man dann die wieder sehr schön polygonal

gefelderte, dunkelbraune Emailleschicht entfernt, so lassen sich von der gelblich gefärbten Chitinmasse des Flügels mittels Skalpells und Pincette dünnere und dickere Lamellen, zum Teil von äußerster Zartheit, abziehen, welche der mikroskopischen Beobachtung ohne weitere Vorbereitung zugänglich sind. Betrachtet man zunächst eine solche Lamelle, oder richtiger ein Lamellensystem von mittlerer Dicke bei nicht zu starker Vergrößerung (etwa Zeiss C), so sieht man an allen Stellen, die einen genau senkrechten Aufblick auf die Ebene des Präparates gestatten, diese in zierlichster Weise übersäet mit in ganz regelmäßigen Abständen von einander liegenden dunklen Kreuzchen, die sich bei tieferer Einstellung hell darstellen. Bei genauerem Zusehen erkennt man leicht, daß die beiden Schenkel der Kreuze nicht in einer und derselben Ebene, sondern übereinander liegen, und daher verschiedenen Teillamellen des Präparates angehören müssen. Jedes Kreuzchen ist von einem offenbar als optisches Phänomen zu deutenden elliptischen Hofe umgeben, und zwar derart, daß die Schenkel des Kreuzes den Achsen der Ellipse entsprechen. Besonders deutlich tritt dies bei hoher Einstellung hervor (Fig. 7). Bei Anwendung stärkerer Systeme zeigt sich nun sofort, daß man es mit verhältnismäßig kurzen Spalten zu thun hat, welche übereinander liegende, benachbarte Lamellen derart durchsetzen, daß sich ihre Richtung in der einen Schicht mit jener in der nächstdaraufolgenden genau rechtwinklig kreuzt, und daß außerdem die sich überkreuzenden Spalten genau centriert sind, d. h. daß ihre Mittelpunkte sich decken. Liegen in einem derartigen Präparate mehr als 2 elementare Lamellen übereinander, so kann man sich durch allmähliches Senken des Tubus leicht überzeugen, daß die Lage der Spalten in allen einzelnen Lamellen insofern eine ganz gesetzmäßige ist, als ihre Mittelpunkte stets sich decken. Dabei kann aber die Richtung der Spalten sehr verschiedenen Durchmessern eines Kreises entsprechen, den man sich um den gemeinsamen Mittelpunkt mit dem Radius der halben Spaltlänge gezogen denkt. In einem gegebenen Falle, wo in 2 benachbarten Schichten die Spalten sich rechtwinklig kreuzten, bildete die Richtung der Spalten in der darunterliegenden 3. Schicht mit jener in der ersten und zweiten einen Winkel von 45°, während die Spalten der 4. Schicht sich wieder mit jenen der 3. rechtwinklig kreuzten.

Die Gleichförmigkeit des geschilderten mikroskopischen Bildes wird nur unterbrochen durch die braun gefärbten kreisrunden Quer-

schnitte von haarähnlichen Gebilden, welche alle Schichten senkrecht durchsetzen. Stellt man genau auf das Niveau einer einzelnen Lamelle ein, wobei die ihr zugehörigen Spalten deutlich als solche hell erscheinen (Fig. 8), so bemerkt man leicht, daß dieselben derart in schrägen Reihen angeordnet sind, daß je 2 in der Längsrichtung aufeinander folgende Spalten seitlich etwas gegeneinander verschoben sind und der Anfang der einen nicht in die Verlängerung der anderen Spalte, sondern seitlich neben das Ende dieser letzteren zu liegen kommt. Es entstehen auf diese Weise treppenartig abgestufte Spaltreihen, welche wieder zu einander in der Beziehung stehen, daß in der Regel die Mittelpunkte der Spalten einer Längsreihe den Lücken zwischen 2 Spalten der nächstvorhergehenden Reihe querer Richtung entsprechen.

Man kann demgemäß nicht eigentlich sagen, daß eine solche Chitinlamelle aus parallel zu einander angeordneten bandartigen Streifen, wie in der Regel beim Hirschkäfer, besteht, obwohl ja eine deutlich ausgeprägte Gliederung in der Längsrichtung der Spalten sofort in die Augen springt. Vielmehr handelt es sich um eine geflechtartige Struktur, indem je 2 etwas schräg verlaufende Längszüge durch schräge Queranastomosen, die in regelmäßigen Abständen aufeinander folgen, zu einem Ganzen verbunden sind, zu einer gefensterten Chitinlamelle, wie sie, allerdings nur stellenweise, auch in Sklettteilen des Hirschkäfers vorkommen.

Wenn es einiger Aufmerksamkeit bedarf, um diesen Bau bei normaler Uebereinanderlagerung mehrerer Schichten zu erkennen, so tritt er mit größter Deutlichkeit auf den ersten Blick hervor, wenn man ein Präparat vor sich hat, das nur aus einer einzigen Elementarlamelle besteht. Es gelingt, wie schon erwähnt, gar nicht selten, solche ganz dünne Häutchen von der Fläche eines mit Kalilauge behandelten Flügels abzuziehen, und ich verweise in dieser Beziehung auf Fig. 8. Die Aehnlichkeit mit einem geflochtenen Netz tritt hier besonders deutlich an Stellen hervor, wo infolge eines seitlich einwirkenden Zuges die sonst ganz schmalen spindelförmigen Spalten zu Löchern von elliptischem Umriß ausgedehnt erscheinen.

Vergegenwärtigt man sich die geschilderten Strukturverhältnisse und berücksichtigt man namentlich den Umstand, daß die Spalten in allen einzelnen Schichten unabhängig von ihrer jeweiligen Richtung immer so liegen, daß sich ihre Mittelpunkte decken, so wird klar, wie die ganze Dicke des Flügels von senkrecht verlaufenden Porenkanälchen durchsetzt sein muß, deren Entstehung aber nicht, wie vielfach angenommen wird, auf einer siebartigen Durchbohrung der

einzelnen übereinander geschichteten Lamellen mit runden Löchern, sondern auf der Deckung der sich kreuzenden Spalten beruht. Es ist wichtig, sich diese Verhältnisse an einem Objekte von so durchsichtigem Bau mit relativ groben Strukturelementen klar zu machen, da es in anderen Fällen ungleich schwieriger ist, den wirklichen Sachverhalt zu erkennen und gerade diese geflechtartige Struktur der Chitinlamellen sehr verbreitet zu sein scheint.

In Bezug auf das optische Verhalten der Chitinlamellen von Oryctes kann ich mich sehr kurz fassen, indem dasselbe, wenn man isolierte einzelne Schichten von der Fläche oder Querschnitte von dickeren Teilen (z. B. dem Horn des männlichen Tieres) im polarisierten Lichte untersucht, in allen Punkten mit dem Verhalten der Skelettteile des Hirschkäfers übereinstimmt. Nur sind alle Erscheinungen infolge der größeren Zartheit der Strukturelemente nicht so augenfällig wie dort.

Besondere Erwähnung verdienen jedoch noch jene haarähnlichen, das Schichtensystem der Flügeldecken senkrecht durchsetzenden Gebilde, die auf Flächenschnitten als runde, braun gefärbte Flecken in ziemlich unregelmäßigen Abständen verteilt liegen, zwischen denen kleinere, stark lichtbrechende Punkte sichtbar werden, die offenbar den Querschnitten viel schmälerer, sonst aber gleichartiger Chitinzapfen (Haare) entsprechen. Beide erheben sich aber nicht über die Oberfläche der Flügeldecken. Die Querschnitte der größeren Haare erscheinen bei tiefer Einstellung sehr deutlich konzentrisch geschichtet und bilden zwischen gekreuzten Nicols den Mittelpunkt eines dunklen Kreuzes, dessen Schenkel meist verzogen erscheinen (Fig. 9a). Aehnliche, nur entsprechend kleinere schwarze Kreuze markieren auch die Lage der dünnen Chitinzapfen. Die zwischenliegenden Partieen des Präparates zeigen, wenn der Schnitt, wie gewöhnlich, mehrere übereinander liegende Lamellen mit gekreuztem Faserverlauf umfaßt, bei einer gewissen Lage eine außerordentlich zierliche schachbrettartige Musterung, indem in regelmäßigster Weise dunkle und helle Quadrate miteinander abwechseln (Fig. 9b). Dies letztere Verhalten erklärt sich leicht aus dem verschiedenen Verlauf der Chitinfasern in den einzelnen Schichten der dementsprechend wechselnden Orientierung der Spalten. Da diese zwischen gekreuzten Nicols bei jeder Lage dunkel bleiben und außerdem centriert sind, so müssen bei Einstellung auf die obersten Lamellen die tiefer gelegenen Spaltbilder als dunkle Flecke erscheinen, die in regelmäßiger Anordnung das helle Balkenwerk durchsetzen, wenn dieses in den sich überlagernden Schichten zu den Polarisationsebenen der Nicols richtig orientiert

ist. Der eigentümliche Effekt wird also durch Zerstreuungsbilder infolge ungenauer Einstellung erzeugt. Jene Kreuzfiguren aber kommen offenbar dadurch zustande, daß jeder Chitinzapfen einen von der Umgebung unabhängigen, konzentrisch geschichteten Cylinder darstellt, dessen einzelne Schichten aus Chitinfibrillen bestehen, die kreisförmig in der Ebene des Querschnittes verlaufen. Wir werden später einer ähnlichen Struktur noch in viel ausgeprägterer Weise bei anderen Käfern begegnen.

Einen im ganzen ähnlichen Bau wie bei Lucanus und Oryctes zeigt auch der Chitinpanzer von Dynastes Hercules. Doch sind hier manche Verhältnisse infolge der Größe der Strukturelemente leichter und deutlicher zu erkennen als in irgend einem anderen mir bekannten Falle. Betrachtet man einen recht dünnen Flächenschnitt oder noch besser eine ganz isolierte abgezogene Lamelle vom Kopf oder Brustschild des Käfers, nachdem das Chitin durch längere Maceration in Kalilauge entsprechend erweicht ist, so erhält man ein Bild, dessen Aehnlichkeit mit einem entsprechenden Präparat vom Hirschkäfer unmittelbar in die Augen fällt. Wieder handelt es sich um ausgeprägt faserige Lamellen, welche von zahllosen parallelen Spalten von sehr verschiedener Länge durchsetzt sind (Fig. 10). Faserbündel sind hier viel weniger deutlich individualisiert wie bei Lucanus, so daß der netz- oder geflechtartige Charakter der Lamellen mehr hervortritt. Neben den zahlreichen schmalen Spalten bemerkt man sofort auch breitere und zum Teil sehr breite, die mehr die Form von etwas spindelförmig in die Länge gezogenen Löchern besitzen. Ich brauche kaum hinzuzufügen, daß die Verlaufsrichtnng der Spalten, resp. der feinen Fasern der Grundsubstanz, deren Vorhandensein sich fast allerorts durch eine zarte Längsstreifung kund giebt, in je 2 benachbarten Lamellen wie in den vorigen und allen noch zu besprechenden Fällen eine gekreuzte ist (unter einem Winkel von nahe 90°).

Betrachtet man nun ein solches Flächenpräparat genauer, so erkennt man sofort, daß jene Spalträume vielfach nicht leer sind, sondern eine fein granulierte Substanz enthalten, bezw. ein fein punktiertes Aussehen zeigen. An geeigneten Stellen zeigt sich nun, daß es sich um Fibrillenbündel handelt, welche in Form von rundlichen Strängen oder platten Bändern die durch die übereinanderliegenden, sich kreuzenden Spalträume gebildeten Porenkanäle erfüllen und die Schichten daher senkrecht durchsetzen. Gar nicht selten findet man Stellen, wo aus den Spalten und Löchern noch mehr oder weniger lange Stücke dieser verti-

kalen Fibrillenbündel nach der einen oder anderen Seite herausragen, indem sie beim Abziehen der Lamellen aus den Porenkanälen eine Strecke weit mit herausgerissen wurden (Fig. 11). Wir werden später beim Crustaceenpanzer ganz analogen, nur ungleich feineren Strukturverhältnissen begegnen.

Ich zweifle nicht, daß es sich bei Oryctes ganz ebenso verhält, nur ist es mir nicht gelungen, die senkrecht durchsetzenden Fibrillenbündel hier auf längere Strecken zu isolieren. Es bedarf kaum des besonderen Hinweises, daß durch solche die einzelnen Lamellen gewissermaßen zu einem Ganzen verbindende Fasern die Festigkeit solcher Chitinbildungen noch ganz wesentlich gesteigert wird.

Die Untersuchung feiner Querschnitte aller dickeren Chitinbildungen von Dynastes Herkules (besonders von dem langen oberen Stirnhorn) bestätigt auf das vollkommenste die Anschauungen, welche man sich vom Bau derselben auf Grund der Untersuchung von Flächenpräparaten bilden mußte. Auf das schönste tritt wieder an jedem solchen Präparat die gekreuzte Wechsellagerung der auch hier platt bandförmigen Fibrillenbündel in benachbarten Lamellen hervor (Fig. 12, 13). Die viel zahlreicheren Spalten bedingen aber eine viel feinere und dichtere radiäre Streifung der mit Rücksicht auf den Fibrillenverlauf quergetroffenen Schichten. Besonders interessant sind Stellen, wo durch den Schnitt einer der größeren Porenkanäle eröffnet wurde (Fig. 12). Man sieht dann natürlich nur diejenigen Abschnitte des Kanals deutlich, welche innerhalb jener Schichten verlaufen, deren Faserzüge senkrecht zur Längsachse durchschnitten wurden. In günstigen Fällen erscheint der Kanal noch erfüllt von dem vertikal durchsetzenden Fibrillenstrang (Fig. 13) und man erkennt dann in der Regel sehr deutlich, wie Fasern aus den parallel zur Faserrichtung getroffenen Schichten allenthalben in die vertikale Richtung umbiegen.

Ein außerordentlich zierliches Bild gewährt ein solches Präparat bei Untersuchung zwischen gekreuzten Nicols (Fig. 6), indem hier bei geeigneter Lage in regelmäßigster Weise glänzend helle und absolut dunkle Schichten wechsellagern. Der Grund dieser Erscheinung ist natürlich derselbe wie bei Lucanus oder Oryctes.

Einem sehr verschiedenen interessanten Typus der Chitinstruktur begegnen wir in den Flügeldecken von

Chalconotus cupreus.

Die nach längerer Maceration in Kalilauge abgehobene broncefarbig schillernde Emailschicht erscheint im durchfallenden Licht

dunkelbraun gefärbt und wieder sehr deutlich polygonal gefeldert. In verhältnismäßig geringen Abständen voneinander sieht man hell schwefelgelbe Kreise, welche aus radiär geordneten viereckigen Feldchen bestehen, die ein im Centrum gelegenes haarähnliches, offenbar aus der Tiefe aufsteigendes Gebilde umschließen (Fig. 14). Die übrige Masse der Flügeldecken wird durch Uebereinanderlagerung einer außerordentlich großen Zahl dünner, an sich fast farbloser, in dickerer Schicht jedoch gelbbräunlich gefärbter Chitinlamellen gebildet. Schon bei schwacher Vergrößerung erkennt man leicht eine zierliche Felderung aller einzelnen Lamellen, die je nach der Einstellung bald helle Flächen mit dunkler, bald dunkle Flächen mit heller Umrahmung zeigt. Die Grenzen der einzelnen polygonalen Feldchen, die ja wohl zweifellos als Abdrücke der absondernden chitinogenen Zellen aufzufassen sind, werden durch auffallend breite, bei hoher Einstellung eigentümlich mattglänzende Streifen gebildet von offenbar stärkerem Lichtbrechungsvermögen als die Substanz der Feldchenfläche. Wendet man stärkere Vergrößerungen an, so tritt nun sofort eine Struktur hervor, die offenbar im Prinzip mit den bisher geschilderten Verhältnissen übereinstimmt.

Die ganze Fläche eines solchen Lamellenkomplexes erscheint gleichmäßig fein parallel gestreift oder richtiger gegittert, da die Liniensysteme der einzelnen sehr dünnen Schichten einander annähernd rechtwinklig überkreuzen und infolge des geringen Abstandes und der Durchsichtigkeit der einzelnen Lamellen die Struktur der einen durch die andere hindurchgesehen wird (Fig. 15). Man kann sich durch langsames Senken des Tubus überzeugen, daß wie auch beim Hirschkäfer eine ganze Menge von solchen gefaserten Schichten übereinander liegen und daß die Richtung der Faserung in je 2 unmittelbar aufeinanderfolgenden Lamellen niemals übereinstimmt, sondern sich stets kreuzt. In diesem Punkte stimmt also der feinere Bau des Chitinskelettes von Chalconotus mit dem des Hirschkäferpanzers völlig überein und ist ein Unterschied eigentlich nur durch die ungleich größere Feinheit der einzelnen Strukturelemente gegeben, die sich hier nicht als breite bandartige Streifen wie bei Lucanus darstellen, sondern als feine, dünne Fasern oder Fibrillen. In der Regel macht es den Eindruck, als ob diese letzteren auf lange Strecken hin, weit über die Grenzen eines Gesichtsfeldes hinaus, völlig isoliert nebeneinander verliefen; jede Lamelle erscheint in einer bestimmten Richtung von ganz dichten Parallellinien durchzogen. Untersucht man aber eine größere Zahl möglichst dünner Lamellen, die man, wiewohl nur mit einiger Mühe, von der Fläche

des Flügels abziehen kann, so trifft man hier und da auf Stellen, die nur einer einzigen elementaren Schicht entsprechen und hier zeigt sich dann bisweilen eine Struktur, welche in sehr verkleinertem Maßstabe durchaus der der netz- oder geflechtartigen Lamellen vom Nashornkäfer entspricht. Zahllose, meist kurze, spindelförmige Spalten durchsetzen an solchen Stellen die ganze Fläche einer elementaren Lamelle und es ist selbst bei Anwendung starker Vergrößerungen nicht ganz leicht, sich Gewißheit darüber zu verschaffen, ob jene spaltförmigen kleinen Löcher bloß durch seitliches Auseinanderweichen der Fibrillen ohne Verschmelzung oder unter gleichzeitiger Anastomosenbildung zustande kommen (Fig. 16). Da in den Zwischenpartien eine zarte parallele Streifung stets noch deutlich erkennbar hervortritt und außerdem, namentlich an den Rändern eines Zipfels einer solchen Lamelle, sehr leicht eine dem Faserverlauf entsprechende Längsspaltung und Aufsplitterung in einzelne schmale bandartige Streifen erfolgt, so möchte ich mich eher der ersterwähnten Auffassung zuneigen.

Wie man sieht, liegt das Charakteristische der Chitinstruktur bei Chalconotus in der schon beschriebenen Zellenzeichnung jeder einzelnen Lamelle, während in den bisher besprochenen Fällen eine solche polygonale Felderung nur der äußersten gefärbten (Email)-Schicht zukam. Es erhebt sich daher die Frage, welche Beziehungen zwischen der durchgehenden Faserstruktur und der begrenzten Gliederung in eine Mosaik von lauter einzelnen Feldchen bestehen. Man kann sich nun ohne alle Schwierigkeit davon überzeugen, daß es sich hier um völlig von einander unabhängige Strukturverhältnisse handelt und daß die Fibrillen benachbarter Felder sich ohne Unterbrechung durch die mattglänzenden Grenzlinien fortsetzen. Der optische Effekt beruht daher in letzter Instanz auf einer Verschiedenheit der aufeinanderfolgenden Segmente jeder einzelnen Chitinfaser, je nachdem dieselben der Fläche oder dem Grenzkontur eines Mosaikfeldchens entsprechen. Aehnlich wie jede Elementarfibrille einer quergestreiften Muskelfaser aus abwechselnd einfach und doppeltbrechenden Segmenten besteht, ist auch jede Chitinfaser von Chalconotus aus abwechselnd stärker und schwächer lichtbrechenden Abschnitten zusammengesetzt und wie dort der Gesamteffekt der Querstreifung auf der regelmäßigen Nebeneinanderlagerung der optisch gleichartigen Teile beruht, so ist auch im vorliegenden Falle die Zellenzeichnung dem gleichen Umstande zuzuschreiben. Die

Verhältnisse sind aber dennoch hier ungleich komplizierter als dort. Berücksichtigen wir zunächst nur eine Elementarlamelle, so wird offenbar jede einzelne Seite eines Polygons durch ein Bündel von Fibrillen gebildet, indem deren optisch gleichartige Teile parallel nebeneinanderliegen, wobei jedoch überall dort eine Verschiebung in der Längsrichtung auftritt, wo eine Seite des polygonalen Feldchens die Verlaufsrichtung der Fibrillen schräg schneidet. Nimmt man noch hinzu, daß in den übereinandergeschichteten Lamellen die Zellenzeichnung sich vollkommen deckt, so wird klar, wie bei dem gekreuzten Verlauf der Fasern in benachbarten Schichten die Art der Anordnung der optisch gleichen Abschnitte in den einzelnen Chitinlamellen eine sehr verschiedenartige sein wird.

Es ist wichtig, sich diese verwickelten Verhältnisse vollkommen klar zu machen, da sie, wie gezeigt werden soll, für die Auffassung der Entstehung der faserigen Struktur in Chitinbildungen überhaupt von ausschlaggebender Bedeutung wird.

Die Untersuchung im polarisierten Lichte liefert bei Chalconotus ein sehr merkwürdiges und ganz unerwartetes Resultat, welches um so beachtenswerter ist, als es zu wichtigen Schlußfolgerungen über die Entstehung der Chitinstrukturen überhaupt führt. Es muß zunächst hervorgehoben werden, daß mit der zunehmenden Feinheit der faserigen Elemente, welche die einzelnen Schichten zusammensetzen, die Polarisationserscheinungen, namentlich an ganz isolierten dünnen Lamellen, entsprechend an Intensität abnehmen. Dies tritt bei der Vergleichung eines Flächenpräparates von Oryctes mit einem ebensolchen von Chalconotus außerordentlich auffallend hervor. Aber ganz abgesehen hiervon macht sich ein Unterschied auch noch in dem Sinne bemerkbar, daß letzterenfalls bei geeigneter Lage des Präparates zwischen den gekreuzten Nicols, wobei die Faserrichtung wieder einen Winkel von 45° mit der Richtung der Polarisationsebenen einschließt, nicht die ganze Fläche, soweit sie von den Fibrillen erfüllt wird, gleichmäßig leuchtend erscheint, sondern immer nur an jenen Stellen, welche den breiten Konturlinien der Zellgrenzen entsprechen. Es entsteht so ein Bild, welches bei schwächerer Vergrößerung auf den ersten Blick an die oben erwähnte schachbrettartige Musterung von Flächenschnitten des Panzers von Oryctes erinnert, aber, wie man sich bald überzeugt, in ganz wesentlich verschiedener Weise zustande kommt.

Da, wie schon erwähnt wurde, die Chitinfibrillen in jeder Einzelschicht die Zellgrenzen durchsetzen, so muß man aus dem Umstande,

daß die Flächenräume der Feldchen, die von jenen eingerahmt werden, bei jeder Lage des Präparates zwischen gekreuzten Nicols dunkel bleiben, während die Konturen selbst bei Drehung des Objekttisches viermal hell und viermal dunkel erscheinen, notwendig den Schluß ziehen, daß der Gliederung jeder Einzelfibrille in stärker und schwächer lichtbrechende Segmente zugleich auch Unterschiede im Vermögen der Doppelbrechung entsprechen, so daß die schon hervorgehobene Analogie mit den Fibrillen der quergestreiften Muskelfasern nur noch auffallender wird. Soweit eine Fibrille an der Bildung der Zellgrenzen beteiligt ist, erscheint sie anisotrop, soweit sie die umschlossenen Flächen der Mosaikfeldchen durchzieht, dagegen isotrop. Da die Verlaufsrichtungen der Fibrillen in 2 unmittelbar benachbarten Schichten sich nahezu rechtwinklig kreuzen, so ist klar, daß bei einer Lage des Präparates, wo die Fasern der einen Lamelle hell erscheinen, dasselbe auch von denen der darüber oder darunter gelegenen Schicht gelten wird. Die optischen Wirkungen der Fibrillen unterstützen sich daher an solchen Stellen gegenseitig. Da eine völlig isolierte Einzellamelle zu dünn ist, um für sich genügend intensive Polarisationserscheinungen hervorzurufen, so will ich es ausdrücklich dahingestellt sein lassen, ob es sich in den betreffenden Abschnitten der Fibrillen um wirkliche Isotropie oder nur um einen geringeren Grad von Anisotropie handelt.

Schaltet man ein Gipsplättchen Rot I. Ord. ein, so erscheinen bei geeigneter Dicke des Schnittes die Feldchen in der Farbe des Grundes (Rot), die Grenzkonturen derselben dagegen je nach der Lage des Präparates gelb oder blau.

Die feinere Struktur des Chitinskelettes von Chalconotus leidet nun direkt hinüber zu den

Crustaceen,

deren oft mächtig entwickelter und zum Teil auch verkalkter Panzer seit jeher das beliebteste Objekt für das Studium des feineren Baues chitiniger Teile gebildet hat, obschon er gewiß unter allen am wenigsten dazu geeignet ist, und zwar einerseits wegen der fast an der Grenze der Sichtbarkeit stehenden Feinheit der Strukturelemente und andererseits wegen der überaus verwickelten und nur schwer zu übersehenden Anordnung derselben. Sehr mit Recht bemerkte daher BÜTSCHLI schon 1894, daß der Decapodenpanzer (Astacus fluviatilis) sich nicht gerade besonders dazu eignet, die prinzipiellen

feineren Strukturverhältnisse der Chitinhäute zu ermitteln, da die Struktur sich als sehr kompliziert erweist und dem Studium daher Schwierigkeiten bereitet, welche an einfacheren, dünnen Chitinmembranen kaum vorkommen werden."

Leider hat er es unterlassen, andere geeignetere Objekte, vor allem Käfer zum Vergleich heranzuziehen und ist auf diese Weise zu einer Auffassung des Baues der Chitinmembranen überhaupt gelangt, die ich nach meinen eigenen Erfahrungen als irrtümlich bezeichnen muß. Ich hoffe, daß es mir gelingen wird, durch die folgenden Mitteilungen auch Bütschli zu überzeugen.

Alle älteren Autoren bis auf Leydig zu Anfang der 50er Jahre haben den Chitinpanzer der Crustaceen wie jenen der Insekten mit der Epidermis der Wirbeltiere verglichen. Da in der Regel sehr deutliche zellenähnliche Zeichnung auf der Oberfläche desselben bewog zu der Annahme, er sei aus „Zellen" zusammengesetzt, die nach Art der Elemente der Epidermis der Wirbeltiere „verhornt" seien. Als man dann die Zusammensetzung des Crustaceenpanzers aus mehreren Schichten erkannte, wurden auch diese nach Analogie der Wirbeltierhaut gedeutet. So unterschied Hasse (1833) 4 Schichten (8), die äußerste nennt er Epidermis, die 2. vergleicht er mit dem Corium, nennt sie auch Derma und läßt sie aus mehreren fibrösen Membranen bestehen. Beide zusammen bilden das, was heute als Chitinschicht des Panzers bezeichnet wird. Die darunter befindliche Lage der Chitinzellen (Hasse's 3. Schicht) beschreibt er als eine bald schleimige, bald gelatinöse, gelbe Materie, die beim Kochen rot wird. Auch Meckel und Siebold vergleichen den Krebspanzer der Epidermis der Wirbeltiere und schreiben ihm demgemäß einen zelligen Bau zu, desgleichen Lavalle (9). Erst Huxley (10), Leydig, Haeckel (11) und Kölliker (5) haben gegen die alte Auffassung des Chitinpanzers als Epidermis Einspruch erhoben und seine Natur als Cuticularbildung endgiltig festgestellt.

Nach Leydig besteht die „Haut" des Flußkrebses aus der harten (chitinisierten und verkalkten) äußeren Schale und einer darunter gelegenen weichen Hautschicht. Die erstere, welche in der Oberfläche allenthalben „eine mehr oder minder klare zellig-polygonale Zeichnung" erkennen läßt, ist von zahlreichen vertikalen Kanälchen durchsetzt. Die zwischenliegende Grundsubstanz „besteht aus homogenen und chitinisierten Lamellen, die übereinandergeschichtet auf dem senkrechten Schnitt eine sehr regelmäßige parallele Längsstreifung darbieten und selbst wieder nach ihrer Dünne oder Dicke

sowie nach den Färbungen mehrere distinkte Hauptlagen bilden können."

Schon 1837 hatte VALENTIN (12) die Streifung am Querschnitt des Crustaceenpanzers auf Röhrchen bezogen, welche die Schalenlamellen durchbohren und mit Kalk angefüllt sein sollten. Die Lamellen selbst ließ er aus Zellen gebildet werden, eine Meinung, die er, wie schon erwähnt, mit MECKEL, SIEBOLD und LAVALLE teilte. Der letztere (1847) hielt dagegen die vertikale Streifung wie früher schon HASSE für den Ausdruck einer feinfaserigen Struktur.

Die meisten der späteren Beobachter legten das Hauptgewicht auf die Untersuchung dünner Querschnitte des Crustaceen-Panzers und kamen hauptsächlich aus diesem Grunde zu keiner richtigen Auffassung des feineren Baues, indem sie die einzelnen übereinander geschichteten Lamellen anscheinend für strukturlos hielten und nur den sie senkrecht durchsetzenden Porenkanälchen als wesentliches Strukturelement Bedeutung zuerkannten.

BRAUN (13) unterscheidet an dem Panzer des Flußkrebses drei durch ihre Struktur voneinander gesonderte Lagen. Die äußerste besteht aus einer gelben, dünnen, stark glänzenden Schicht, die auf ihrer Oberfläche zellenähnliche Skulpturen zeigt, deren Durchmesser völlig dem der Chitinogenzellen entspricht. Die zweite (mittlere) Lage ist viel stärker entwickelt, zeigt eine Zusammensetzung aus dicht aneinander liegenden Lamellen und ist von Porenkanälchen durchzogen. Auf Querschliffen zeigt sie nach BRAUN eine diffus blaue Färbung, welche beim Entkalken mit Essigsäure in Rot übergeht, wobei das Pigment in kleinen Körnchen stäbchenförmig zwischen den Kanälchen angeordnet erscheint. Die dritte (innerste) Lage ist am stärksten entwickelt und besteht aus einzelnen Lamellen, die aber ziemlich weit voneinander liegen, nach innen zu jedoch sich allmählich nähern, so daß die innersten oft nur mit Mühe gegenseitig abzugrenzen sind. Sie ist von wellig verlaufenden Porenkanälchen durchzogen, die in diejenigen der mittleren Lage unmittelbar übergehen. Auch sie zeigt den Abdruck der unter ihr liegenden Chitinogenzellen. Mit Karmin färbt sich diese innerste Lage intensiv rot, die mittlere nur schwach und die äußerste (älteste) gar nicht. In ganz analoger Weise findet auch VITZOU (14) den Hummerpanzer geschichtet. Unter einer ganz dünnen, strukturlosen Außenschicht („couche épidermique" LAVALLE's, „pellicule" WILLIAMSON's) findet sich eine geschichtete, von Porenkanälchen durchzogene, blau gefärbte Lage („couche pigmentaire" LAVALLE's), die durch Säuren oder Kochen rot wird und außerdem, wie besonders auch die mäch-

tigste 3. Schichtenfolge, mit Kalksalzen imprägniert ist. Diese letztere („couche dermique“ Lavalle's, „chorion calcified“ Williamson's) ist farblos, aus zahlreichen dickeren Lamellen zusammengesetzt und von denselben vertikalen Porenkanälen durchzogen, wie die 2. Lage. Vitzou unterscheidet dann noch eine 4. dünne, nicht verkalkte und aus sehr feinen Lamellen gebildete Innenschicht, welche wieder deutlich die Abdrücke der unterliegenden Chitinogenzellen erkennen läßt. Einen ganz entsprechenden Bau weist nach demselben Beobachter auch der Panzer des Flußkrebses auf, doch ist hier die Trennung zwischen der 3. und 4. Schichtenfolge wenig ausgesprochen.

Bezüglich der Entstehung der Porenkanälchen hat schon Leydig die Ansicht ausgesprochen, daß die Chitinogenzellen in Härchen auswachsen, und daß die sich absetzende Cuticularsubstanz nur zwischen diesen letzteren Platz findet und sie allseitig umschließt.

Braun sah in der That an dem wachsenden, jungen Panzer auf dem ganzen Saum der Chitinogenzellen fadenförmige Fortsätze, welche sehr dichtgedrängt standen, und um welche herum sich die neue Chitinsubsanz ablagert. Später müssen dann die Zellfortsätze zu Grunde gehen, und erscheint der Panzer mit Ausnahme seiner obersten Lage siebförmig porös und wenigstens im trockenen Zustande lufthaltig. Spricht dieser Luftgehalt, den man an Querschnitten getrockneter Crustaceenskelette immer leicht konstatieren kann, entschieden für das Vorhandensein von hohlen, die Schichten vertikal durchsetzenden Röhrchen, so will doch Tullberg (15) die vertikale Streifung an Querschnitten frischer, nicht getrockneter Schalen nicht auf Kanälchen bezogen wissen, sondern vielmehr auf durchtretende Fasern. An dünnen Flächenschnitten konnte er in solchen Fällen nie die Spur von Kanälchen sehen, giebt aber die Möglichkeit zu, „daß die Fasern selbst hohl wären“. Durch Kochen mit Königswasser konnte Tullberg das Chitin in der mittleren Schicht des Hummerpanzers in wirkliche Fasern auflösen. Desgleichen gelang es ihm, durch Zerzupfen dünner Querschnitte entkalkter Panzer, dieselben in der Richtung der Lamellen aufzuritzen, „wodurch aus der Zwischensubstanz lange Stücke diesern Fasern herausgezogen werden und nun wie Fransen die Rißränder besetzen“. Tullberg läßt dieselben durch eine ganz homogene Zwischensubstanz verkittet sein, welche in Form dünner, horizontal übereinander geschichteter, strukturloser Lamellen angeordnet sei, die sich beim Kochen mit Königswasser leicht voneinander ablösen lassen und dann an Stellen, wo die senkrecht durchtretenden Fasern herausge-

zogen sind, diesen entsprechend von kleinen Löchern durchbohrt erscheinen. In Bezug auf die unbestreitbare Thatsache, daß an trockenen Querschnitten lufterfüllte Porenkanälchen vorhanden sind, hält es TULLBERG nicht für unwahrscheinlich, „daß sie beim Trocknen der Schale entstehen, indem die Fasern und die Zwischensubstanz sich ungleich zusammenziehen und daher zum Teil voneinander trennen". Auch NATHUSIUS VON KÖNIGSBORN (16), dem wir eine meiner Meinung nach dem wirklichen Verhalten am meisten entsprechende Schilderung der feineren Struktur des Panzers von Platycarcinus, Pagurus, Homarus und Astacus verdanken, betrachtet die Porenkanälchen nicht als einfache, lufterfüllte Gänge in einer homogenen, geschichteten Grundsubstanz, sondern schreibt ihnen eine besondere, von der Umgebung verschiedene Wand zu. Er sah bei Platycarcinus an entkalkten und mit NaOH-Lauge gekochten Querschnitten beim Durchreißen in der Richtung der lamellaren Schichtung, nach Zusatz von Essigsäure, den Riß mit zarten blassen Fasern besetzt, die ziemlich weit über den Rand hervorragten. v. NATHUSIUS läßt es unentschieden, ob es sich hier einfach um hohle Röhrchen handelt, oder ob dieselben „ein zartes, nicht erkennbares Gewebe enthalten, welches die Ausbreitung der Luft erschwert". (Letzteres wäre in der That nach BÜTSCHLI der Fall.) NATHUSIUS schreibt nun auch den einzelnen, übereinander geschichteten Lamellen noch eine besondere Struktur zu, und zwar sollen sie, abgesehen von der feinen Punktierung, die sie infolge der durchbohrenden Röhrchen oder Fasern (BÜTSCHLI's „Säulchen") zeigen, auch in ihrer Flächenrichtung verlaufende Fasern erkennen lassen. Besonders deutlich fand er diese Struktur an dünnen, mit der Pincette abgezogenen, entkalkten Lamellen aus den inneren Schichten einer Schwanzschuppe vom Hummer, nachdem sie mit NaOH-Lauge maceriert, mit Essigsäure angesäuert und mit Goldchlorid gefärbt waren.

In benachbarten Schichten erscheint die Faserung oft gekreuzt. NATHUSIUS empfiehlt besonders auch Astacus zur Demonstration der fibrillären Beschaffenheit der übereinander liegenden Lamellen, welche die Schichtung des Panzers bestimmen. „Bei solchen mit der Pincette abgezogenen Lamellen, die mit Essigsäure entkalkt und unter dem Deckglas eingetrocknet sind, werden, namentlich, wenn sie vor dem Einlegen eindringend mit NaOH-Lauge gekocht werden, die von den Kanälchen durchbohrten Faserlagen noch deutlicher als bei Homarus" (NATHUSIUS). Ich möchte übrigens ausdrücklich betonen, daß schon lange vorher C. SCHMIDT (4)

beobachtet hat, daß in dem entfärbten Chitinskelett des Brustpanzers vom Flußkrebs, welches man nach Entkalkung und Maceration in heißer Kalilauge erhält, mit Hilfe des Mikroskopes „zahlreiche durcheinander gewebte Längs- und Querfaserschichten" zu unterscheiden sind.

Ich komme nun zur Besprechung der neuesten einschlägigen Arbeit, der im Jahre 1898 ausführlich mitgeteilten Untersuchung von Bütschli „über die feinere Struktur des Chitinpanzers von Astacus fluviatilis". Es ist nicht ganz leicht, selbst bei genauem Studium der der Abhandlung beigegebenen Mikrophotographieen (oder vielleicht gerade deswegen), sich eine ganz klare Vorstellung davon zu machen, wie sich Bütschli eigentlich den Bau des Chitinskelettes denkt, so daß ich Bedenken hege, ob ich seiner Darstellung auch wirklich überall mit hinreichendem Verständnis gefolgt bin.

Ich will versuchen, im folgenden zunächst eine gedrängte Uebersicht zu geben, und behalte mir vor, auf einzelne Detailfragen im Verlaufe der Darstellung meiner eigenen Befunde zurückzukommen.

Nach Bütschli besteht der Krebspanzer aus 4 verschiedenen Schichtenfolgen. Unter der ersten oder „Außenlage" („Cuticula" Vitzou's; „Epidermis" Nathusius, Lavalle; „Pellicula" Williamson), die dünn und anscheinend strukturlos erscheint, liegt eine zweite, viel dickere „Pigmentlage" („Pigmentschicht" Vitzou, Lavalle; „Zellschicht" Carpenter; „areolar layer" Williamson; „Wabenschicht" Nathusius). Als dritte und mächtigste Schichtenfolge reiht sich nach innen die „Hauptlage" an („couche dermique" Lavalle; „corium calcified" Williamson; „mittlere Panzerschicht" Nathusius; „innere Schicht" Tullberg; „couche calcifiée" Vitzou). Als „Innenlage" trennt Bütschli mit Tullberg, Vitzou und Williamson die von anderen zur 3. Lage gerechnete, feingeschichtete innerste Lage von der vorigen 3. ab und beschreibt anderseits als 5. äußerste Lage oder „Grenzhäutchen" eine äußerst dünne Außenschicht, die auf Schnitten des entkalkten Panzers durch das stärkere Brechungsvermögen und die intensivere Färbbarkeit deutlich hervortritt. Bemerkenswerterweise scheint das Grenzhäutchen nicht aus Chitin zu bestehen, denn es löst sich nicht in rauchender (37-proz.) HCl. Derart völlig isolierte Grenzhäutchen zeigen von der Fläche eine schöne polygonale Zellenzeichnung, deren Felder eine deutliche Wabenstruktur erkennen lassen.

Die kompliziertesten Verhältnisse zeigt die Hauptlage, deren zahlreiche Schichten von außen nach innen immer dünner werden.

An feinen Querschnitten durch den nicht entkalkten Panzer zeigt sich dieselbe durchzogen von lufterfüllten, die Schichten senkrecht und ununterbrochen durchsetzenden Porenkanälchen, die meist wellenförmig geschlängelt erscheinen, nach BÜTSCHLI aber eigentlich schraubenförmig verlaufen. Nach der Ansicht aller früheren Autoren sollen nun diese Kanälchen in einer strukturlosen oder feinfaserigen Grundsubstanz verlaufen. BÜTSCHLI will sich jedoch auf das bestimmteste davon überzeugt haben, daß die Zwischensubstanz der Kanälchen aus dichtgedrängten Hohlräumchen besteht, d. h. einen deutlich wabigen Charakter besitzt. Meist liegt zwischen je zwei Kanälchen („Säulchen“ BÜTSCHLI) nur eine einzige Reihe solcher Waben. Die Bezeichnung „Säulchen“ für die früher als Porenkanäle aufgefaßten Bildungen ist gewählt worden, weil dieselben nach BÜTSCHLI keineswegs, wie es vielfach den Anschein hat, einfache hohle Kanäle sind, sondern, wie dies schon NATHUSIUS für möglich gehalten hat, im Innern ebenfalls eine feinwabige Struktur erkennen lassen. BÜTSCHLI fand diese Ansicht auch durch die Untersuchung von Flächenschnitten durch die entkalkte und gut gefärbte Hauptschicht bestätigt. An diesen sowohl wie an Flächenschliffen erscheinen die „Säulchen“, wenn lufterfüllt, bei hoher Einstellung als tief dunkle, kreisrunde Querschnitte, eingelagert in eine helle Grundsubstanz. An manchen Stellen sind die Querschnitte der Säulchen polygonal oder spindelförmig. An besonders günstigen, dünnen Stellen von entkalkten Flächenschnitten soll die feinwabige Struktur des die „Säulchen“ umgrenzenden anastomosierenden Balkenwerkes, wie auch jene der Säulchen selbst auf das bestimmteste hervortreten. Im Centrum der quer durchschnittenen Säulchen erkannte BÜTSCHLI an vielen Stellen einen dunklen Punkt, den er für den Querschnitt einer durch das Säulchen schraubenförmig aufsteigenden Faser hält, von der feinste blasse Bälkchen zur Säulchenwand ziehen. Querschnitte dickerer Skelettteile erscheinen besonders geeignet, um über den feineren Bau der übereinander lagernden Horizontalschichten Aufschluß zu erhalten. BÜTSCHLI ist hier zu sehr eigenartigen Anschauungen gelangt. Jede Schicht ist nach ihm „aus senkrecht und parallel geordneten, länglichen ‚Stücken‘ (l. c. Textfigur 92 *z*) von schwach bogigem Verlauf und recht wechselnder Dicke aufgebaut“. „Diese Stücke durchsetzen entweder die ganze Dicke der Schicht, enden jedoch in der Grenzregion beiderseits abgerundet oder zugespitzt; oder es sind in der Dicke der Schicht mehrere derartige Stücke übereinander gereiht.“ „Zwischen den erwähnten Stücken bleiben hellere, wellig geschlän-

gelte Zwischenräume, in welchen man leicht die Säulchen wiedererkennt. Jeden dieser hellen Zwischenräume durchzieht eine dunkle, stark gefärbte, faserartige Bildung (l. c. Fig. 92 *cf*), in der man ohne Schwierigkeit die Centralfaser der Säulchenquerschnitte erblickt. Hieraus ergiebt sich mit Bestimmtheit, daß die dunkleren bogigen ‚Stücke‘ dem Balkenwerk der Flächenschnitte entsprechen müssen.“ An günstigen dünnen Stellen beobachtet man nach Bütschli leicht, „daß die bogigen ‚Stücke‘ feinwabig strukturiert und durchschnittlich 1—3 Wabenreihen dick sind. Die Grenzregion je zweier Schichten wird immer von einer feinfaserigen Zone gebildet, deren Faserung entlang der Grenzfläche streicht. Diese Fasern bilden sich teils durch eine Aufsplitterung der ‚Stücke‘ der Zwischensubstanz, teils aber auch durch eine Auflösung von ‚Centralfasern‘.“ Diese letzteren treten nämlich nach Bütschli nur zum Teil durch die Grenze je zweier Schichten hindurch, wobei sie sich immer erheblich verdicken und doppelkonturiert werden.

Auch der Pigmentlage kommt, wie Bütschli angiebt, durchaus eine feinwabige Struktur zu, die an gelungenen dünnen Quer- und Längsschnitten „säulig-streifig“ erscheint, d. h. Waben sind in senkrecht aufsteigenden Reihen übereinander gestellt. An manchen findet sich aber ein „schön quergeschichtetes Wabenwerk“. Für den durchaus wabigen Bau der Pigmentlage sprechen nach Bütschli besonders auch Zerklopfungspräparate dünner Quer- oder Flächenschnitte. „Zwar spricht der erste Eindruck solcher Präparate durchaus für den Aufbau aus feinsten Fasern.... die sorgfältige Untersuchung der Ränder zerrissener Partien, an denen faserige Fetzchen hervorstehen, oder der durch Zertrümmerung erhaltenen feinsten Partikel ergiebt stets eine netzig-wabige Struktur.“

Geht man vorbereitet durch das Studium übersichtlicherer, weil ungleich gröberer Chitinstrukturen, wie sie uns vor allem das Exoskelett der Käfer in reicher Fülle und größter Mannigfaltigkeit darbietet, an die Untersuchung des Crustaceenpanzers heran, so wird dies, wie ich nicht leugnen will, kaum ohne eine gewisse Voreingenommenheit gegen die Auffassung Bütschli's geschehen können, da sich dort von einem irgendwie gearteten Wabenbau des Chitins nicht die geringste Spur konstatieren läßt, während andererseits die außerordentliche Feinheit der Struktur bei den Crustaceen Täuschungen über das eigentliche Wesen derselben nur zu leicht möglich macht. Da ich die Untersuchungen Bütschli's, soweit sie sich auf den Wabenbau anderer Objekte, namentlich des Protoplasmas,

beziehen, in ihrem ganzen großen Werte vollauf würdige, so habe ich mich nach Kräften bemüht, seine Angaben über den feineren Bau des Krebspanzers mit Unbefangenheit zu prüfen, bin aber gleichwohl zu einer wesentlich verschiedenen Auffassung gelangt, die, kurz gesagt, dahin geht, daß ein prinzipieller Unterschied im Bau des Chitinskelettes bei Crustaceen und Insekten (Käfern) nicht besteht.

Ich betone gleich hier, daß sich alles Folgende auf den durch mehrtägige Behandlung mit verdünnter Essigsäure völlig entkalkten Panzer bezieht, da es, wie ich mich bald überzeugte, ganz unmöglich ist, Schliffe von solcher Feinheit herzustellen, wie sie erforderlich sein würden, um über die wirklich vorhandene Struktur untrüglichen Aufschluß zu erhalten. Man müßte, wenn es sich um Flächenpräparate handelt, einzelne oder höchstens 2—3 übereinander geschichtete Lamellen isolieren können, und dies ist, wie gesagt, durch Schleifen des verkalkten Panzers kaum zu erreichen. Dagegen gelingt es ohne alle Schwierigkeit, Häutchen von solcher Feinheit, und zwar in großer Ausdehnung, abzuziehen, wenn die entkalkten Skeletteile vorher längere Zeit in Kalilauge maceriert werden. Dabei macht man stets die Erfahrung, daß sich die Lamellen der „Innenlage“ und der benachbarten Partieen der „Hauptschicht“ leichter voneinander ablösen lassen als jene der der Außenfläche näher gelegenen Schichtenfolgen. Noch schwerer ist es, die Schichten der Pigmentlage abzublättern.

Zum Zweck der ersten Orientierung möchte ich am meisten Squilla Mantis empfehlen. Das Exoskelett ist hier verhältnismäßig dünn, durchscheinend, wenig verkalkt und zeigt, in der oben erwähnten Weise präpariert, die fibrilläre Struktur überall auf das deutlichste. Dieselbe verrät sich übrigens vielfach schon beim Abziehen der Lamellen dem bloßen Auge dadurch, daß die äußerst zarten Häutchen, in welche ein solcher Schichtenkomplex oft am Ende ausläuft, die meist nur aus 1 oder 2 Lamellen bestehen, in ähnlicher Weise fransenartig aufsplittern, wie man es in der Regel sieht, wenn man etwa versucht übereinander geklebte Stücke von faserigen Geweben (Seide, Leinwand) voneinander abzureißen.

Untersucht man eine hinreichend dünne Lamelle des Squilla-Panzers bei mittlerer Vergrößerung (etwa Zeiss, D), so treten infolge der großen Durchsichtigkeit und der Feinheit der in Betracht kommenden Strukturverhältnisse diese letzteren auch bei Anwendung von Wasser als Zusatzflüssigkeit nicht immer oder wenigstens nicht an allen Stellen mit hinreichender Deutlichkeit hervor. Bessere Re-

sultate erzielt man schon nach vorgängiger Färbung mit Eisenhämatoxylin, das auch BÜTSCHLI vielfach anwandte. Weitaus am deutlichsten lassen sich die zarten Strukturen jedoch an Präparaten erkennen, welche unter dem Deckglas eintrockneten, wobei sich alle vorhandenen Hohlräume mit Luft füllen und eben dadurch wie etwa die Knochenkörperchen überaus deutlich hervortreten (Fig. 17, 18).

Ich glaube, daß jeder, der auch nur einen flüchtigen Blick auf ein derartiges Präparat geworfen hat, an dem Vorhandensein einer echten fibrillären Struktur des Chitins im vorliegenden Falle nicht zweifeln wird. Das, was vor allem in die Augen fällt, ist eine sehr feine parallele Streifung, welche nicht nur in je zwei sich überdeckenden Lamellen unter wechselnden Winkeln gekreuzt verläuft, sondern auch an verschiedenen Stellen einer und derselben Elementarschicht keineswegs immer dieselbe Richtung beibehält. Sehr häufig verlaufen die Fasern bogenförmig gekrümmt. Ein zweites wesentliches Strukturelement ist in einer gleichmäßig über die ganze Fläche der Lamellen verbreiteten feinen Strichelung oder richtiger Stichelung gegeben, welche dadurch zustande kommt, daß genau so wie bei Oryctes nasicoruis und Chalconotus die feinsten Chitinfibrillen zu dickeren, wenngleich im vorliegenden Falle bei Squilla immer noch recht feinen, Bündeln oder Bälkchen zusammengefaßt sind, die unter Bildung reichlicher spitzwinkliger Anastomosen, welche in ziemlich gleichmäßigen Abständen voneinander liegen, kurze, linsenförmige Spalten zwischen sich frei lassen, die sich beim Trocknen der Chitinhäutchen mit Luft füllen. Am allerdeutlichsten tritt diese elementare Struktur jeder einzelnen Lamelle natürlich dann hervor, wenn eine solche ganz isoliert vorliegt, wie dies namentlich an den Rändern der Präparate häufig der Fall ist. Man hat dann oft Gelegenheit, zu konstatieren, daß sich derartige dünnste Chitinlamellen mit Leichtigkeit in der Richtung der Spalten resp. der Fibrillen aufsplittern, wobei riemenartige Streifen von sehr wechselnder Breite entstehen, die oft noch mehrere Reihen von Spalten einschließen, also aus einer Summe von Chitinbälkchen bestehen. Jene verschwinden natürlich, wenn unter Zerreißung der Anastomosen die Bälkchen sich völlig voneinander trennen oder sich gar vollkommen in ihre Elementarfibrillen aufspalten. Auf diese Weise entstehen am Rande der Präparate häufig schleierartige, breite, gefranste Säume, welche aus lauter parallel nebeneinander liegenden zarten, blassen Fasern bestehen. Aehnliche Bilder haben bekanntlich auch schon NATHUSIUS und TULLBERG beschrieben, deuten dieselben aber wesentlich anders, indem sie jene fransenartigen Gebilde für Fasern

halten, die ursprünglich innerhalb der sogenannten Porenkanälchen liegen und daher die Schichten senkrecht durchsetzen. Ich habe mich an geeigneten Stellen oft und mit aller Bestimmtheit davon überzeugt, daß jene Fasern mit den ja sicher vorhandenen Porenkanälchen gar nichts zu thun haben, sondern einfach der mechanisch durch Zug verursachten Aufsplitterung einer oder einiger Lamellen in der Richtung ihrer Fläche die Entstehung verdanken. Oft kann man auf das klarste erkennen, wie eine den freien Rand des Präparates begrenzende Lamelle mit deutlicher Netzstruktur (Spalten und sie begrenzende anastomosierende Bälkchen) sich ähnlich wie ein künstliches Gewebe verhält, welches man in seine einzelnen Faserzüge zertrennt, oder wie ein Haarzopf, den man teilweise aufgeflochten hat, indem die weiter nach innen gelegenen Bälkchen gegen den freien Rand hin aufgelockert erscheinen und schließlich in ihre Elementarfibrillen zerfallen.

Ich muß aber nochmals betonen, daß man wirklich beweisende und eindeutige Bilder nur dann erhält, wenn man an günstigen Stellen der Präparate Gelegenheit hat, auf die Ebene *einer einzelnen völlig isolierten* Elementarlamelle senkrecht herabzublicken. Liegen deren, wie an den meisten Stellen, mehrere übereinander, so wird es oft recht schwer, die sehr wechselnden Bilder zu deuten. Es macht bisweilen den Eindruck, als ob schräg oder schraubenförmig verlaufende Kanälchen die ganze Dicke eines solchen Lamellensystemes durchsetzten. Beim langsamen Senken des Tubus drehen sich nämlich die Spaltbilder um Achsen, welche senkrecht auf die Fläche des Präparates durch ihre Mittelpunkte verlaufen. Die Erscheinung hat offenbar denselben Grund, wie die völlig entsprechende Veränderung in der Lage der nur sehr viel größeren Spaltbilder bei *Oryctes masicornis*, wenn man successive auf verschiedene Ebenen eines Schichtensystemes einstellt. Wie hier finden sich auch bei *Squilla* Stellen, wo die Faserung resp. die Spaltrichtung in benachbarten Lamellen annähernd rechtwinklig gekreuzt verläuft. Dann erscheint die Fläche übersät mit lauter kleinen, bei hoher Einstellung dunklen, bei tiefer hellen Kreuzchen, deren Schenkel je zwei sich in der Mitte überschneidenden Spalten entsprechen. Blickt man dagegen in schräger Richtung auf ein solches Lamellensystem, dessen einzelne Schichten von kurzen Spalten durchsetzt sind, die jedesmal in anderer Richtung verlaufen, oder sind jene infolge von Dehnung und Zerrung gegeneinander verschoben, so wird zwar nicht die Regelmäßigkeit des Bildes, wohl aber der Charakter desselben völlig verändert. Statt gerader Spalten

sieht man oft Kreissegmente und sogar fast völlig geschlossene kleine Kreise, welche, dicht nebeneinander liegend, der Fläche ein freilich ziemlich grobwabiges Aussehen verleihen, das natürlich keineswegs einer Wabenstruktur zuzuschreiben, sondern rein optisch zu erklären und auf die Neben- und Uebereinanderlagerung der durch Zug verzerrten Spaltbilder in aufeinander folgende Schichten zurückzuführen ist. Die Spalten decken sich nicht mehr mit ihren Mittelpunkten, sondern sind gegeneinander verschoben. Niemals habe ich aber auch bei Anwendung stärkster Vergrößerungen an genügend dünnen, ganz flach liegenden Lamellen des Panzers von Squilla (und das Gleiche gilt auch von Astacus und Homarus) irgendeine Andeutung von wirklicher Wabenstruktur sehen können. Die Bälkchen des Netzes erschienen entweder homogen oder feinstreifig infolge ihrer Zusammensetzung aus feinsten Fibrillen. Dementsprechend präsentieren sich die Spalten an den dünnsten Lamellen stets als Löcher ohne jede Spur einer weiteren Struktur im Innern. Hier und da findet man in den Präparaten Stellen, wo durch einen Zug, der senkrecht auf die Richtung der Faserung, beziehungsweise der Spalten wirkte, diese letzteren im queren Durchmesser erweitert und zu nahezu kreisförmigen Löchern ausgedehnt erscheinen. Auf den ersten Blick könnte man hier an Wabenräume denken; allein man überzeugt sich bald, daß es sich doch nur um ein flächenhaftes Netz handelte, daß jene rundlichen Lücken Maschenräume, aber nicht Waben sind (Fig. 19 und 20).

Daß Bütschli's „Säulchen“, d. h. ein Inhalt der Porenkanälchen wirklich existiert, kann nicht bezweifelt werden. Es giebt neben den in der Ebene der Lamellen verlaufenden Chitinfibrillen auch senkrecht durchsetzende, und diese verlaufen, gerade wie auch bei Dynastes Hercules, in jenen kanalartigen schraubigen Kanälen. Sie sind durch Zerzupfen von Querschnitten immer leicht nachzuweisen, wie schon Tullberg und Nathusius zeigten. Dagegen konnte ich mich von einer „wabigen“ Struktur der Säulchen nicht überzeugen, und da die fibrilläre Zusammensetzung bei Dynastes Hercules ohne weiteres und mit größter Sicherheit sich konstatieren läßt, so halte ich es für höchst wahrscheinlich, daß auch bei den Crustaceen dem Inhalt der Porenkanäle eine fibrilläre Struktur zukommt.

Ich glaube, daß bei unbefangener Vergleichung der Bilder, wie sie isolierte Chitinlamellen von Oryctes nasicornis, Chalconotus und Squilla darbieten, kaum ein Zweifel an der wirklichen Uebereinstimmung der feineren Struktur in allen 3 Fällen

aufkommen kann. Wenn also im Sinne von BÜTSCHLI sowohl die Netzbälkchen wie auch die von ihnen umschlossenen spaltförmigen Lücken einen wabigen Bau besitzen würden, so müßte sich dieser doch, so sollte man meinen, bei Oryctes an dem unvergleichlich gröberen Balkenwerk sehr viel deutlicher ausprägen als an den überaus feinen Netzbalken des Crustaceenpanzers. Ich habe mich aber vergeblich bemüht, eine solche Struktur in jenem Falle nachzuweisen. Immer war das letzte Formelement, auf welches ich stieß, die Fibrille.

In allen wesentlichen Punkten stimmt nun auch der feinere Bau des Chitinpanzers von Astacus mit dem eben geschilderten von Squilla überein (Fig. 21). Nur sind die Fibrillen hier noch feiner, die Spalten zwischen denselben noch enger und kleiner als dort. Gleichwohl gelingt es, durch vorsichtiges Abziehen dünnster Lamellen von vorher in Kalilauge macerierten Skelettstücken Präparate zu gewinnen, welche ebenso klare und überzeugende Bilder geben wie bei Squilla. Namentlich die dorsalen Hälften der Hinterleibsringe fand ich hierzu sehr geeignet. Fast jedes derartige Präparat läßt auf das deutlichste eine polygonale Felderung (Zellenzeichnung) erkennen von ganz ähnlicher Art, wie sie bei Chalconotus beschrieben wurde. Die einzelnen Flächen sind eingerahmt von ziemlich breiten, durch etwas stärkeres Lichtbrechungsvermögen ausgezeichneten Konturen, die um so deutlicher hervortreten, als sie von Porenkanälchen (Spalten) frei bleiben. Daß es sich hier wieder um Abdrücke der chitinogenen Zellschicht handelt, kann natürlich nicht bezweifelt werden, und wird ihr Zustandekommen unter Berücksichtigung der fibrillären Struktur ganz in gleicher Weise aufzufassen sein, wie bei Chalconotus.

Wenden wir uns nun zur Untersuchung von feinen Querschnitten des Krebspanzers, zu deren Herstellung am besten dickere Skeletteile verwendet werden. Solche gewinnen leicht schnittfähige Konsistenz, wenn sie nach dem Entkalken mit verdünnter Essigsäure mehrere Tage oder am besten wochenlang in Kalilauge bei gewöhnlicher Temperatur maceriert werden. Man kann dann mit dem Mikrotom ohne vorherige Entwässerung direkt Schnitte von ausreichender Feinheit gewinnen, welche in Wasser oder Glycerin untersucht werden. Die wirkliche Struktur solcher Querschnitte erscheint in den bisherigen Abbildungen (auch die besten von NATHUSIUS und TULLBERG nicht ausgenommen) nur in einer sehr unvollkommenen Weise wiedergegeben, und gerade das, worauf es hauptsächlich ankommt, erscheint nicht einmal angedeutet. Fast immer begnügte man sich, die Schichtung durch eine Aufeinanderfolge ziemlich breiter, abwechselnd dunkler und heller Horizontalstreifen anzudeuten,

welche von den senkrecht aufsteigenden Porenkanälchen durchsetzt werden. Von einer feineren Struktur der dunklen und hellen Schichtenquerschnitte selbst spricht nur Bütschli und hat dieselbe auch durch beigegebene Photogramme und schematische Zeichnungen zu erläutern versucht. Ein Vergleich der ersteren mit guten Präparaten zeigt aber auf das deutlichste die Unzulänglichkeit der photographischen Reproduktion gerade bei diesen komplizierten Objekten, und ich möchte fast glauben, daß Bütschli hauptsächlich durch diesen Umstand veranlaßt wurde, eine Wabenstruktur anzunehmen, wo nach meiner Ueberzeugung von einer solchen gar nicht die Rede sein kann.

Ich finde nach eingehendem Studium zahlreicher Querschnitte durch Skelettteile vom Hummer, vom Flußkrebs und von Platycarcinus pagurus, daß die Auffassung, welche man sich auf Grund einer Vergleichung der Struktur von Flächenschnitten durch Chitinskelette von Käfern und Crustaceen über den feineren Bau der letzteren bilden muß, durch die Untersuchung von Querschnitten völlig bestätigt wird. In beiden Fällen handelt es sich um faserig-fibrilläre, von spaltförmigen Löchern durchsetzte, also netzförmige Lamellen, welche, in großer Zahl übereinander geschichtet, lagenweise eine ganz gesetzmäßige Aenderung in der Verlaufsrichtung der Fasern erkennen lassen, indem dieselben sich in benachbarten Schichten annähernd rechtwinklig kreuzen.

Betrachtet man einen hinreichend feinen, möglichst genau senkrecht zur Fläche geführten Querschnitt durch einen entkalkten Krebs- oder Hummerpanzer, bei schwächerer Vergrößerung, so tritt, wie es auch immer angegeben wurde, die lamelläre Schichtung auf das deutlichste hervor. Es fällt aber sofort auf, daß nicht, wie in dem Falle, wenn homogene Lamellen ohne Zwischensubstanz übereinander gelagert wären, schmale dunkle Linien die Grenzen bilden, sondern daß das ganze Schichtensystem aus annähernd gleich breiten, abwechselnd dunklen und hellen Streifen oder Bändern zusammengesetzt erscheint. Dieselben werden von den sehr dichtstehenden und meist etwas wellig verlaufenden Porenkanälchen senkrecht durchsetzt. Ist der Querschnitt richtig geführt und von genügender Feinheit, so erscheinen die hellen Schichten in deutlichster Weise längsstreifig, während die dunklen Lagen ein eigentümlich punktiertes Aussehen darbieten (Fig. 22). Ganz unverkennbar beruht diese Erscheinung auf gleicher Ursache wie das abwechselnd streifige und punktierte Aussehen der Schichten

eines quer durchschnittenen HAVERS'schen Systemes von Knochenlamellen, d. h. auf dem Vorhandensein von feinen Fibrillen, deren Verlaufsrichtung einmal (bei den hellen Lagen) in die Ebene des Querschnittes fällt, anderenfalls aber dieselbe senkrecht schneidet. BÜTSCHLI konnten natürlich diese so auffallenden Strukturverhältnisse nicht entgehen, und sie kommen sogar auf den Photogrammen (namentlich Taf. XXVII, Fig. 4) ziemlich deutlich zum Ausdruck. Er giebt auch zu, daß die hellen Lagen, die er als „Grenzregion zweier benachbarter Schichten" bezeichnet, „in einer gewissen Breite von einer feinfaserigen Zone gebildet werden, deren Faserung entlang der Grenzfläche streicht", stellt aber freilich in der Texfig. 92 auf S. 358 die Fasern durch zahlreiche Queranastomosen miteinander zu einem Maschenwerke verbunden dar.

Ganz richtig hat auch BÜTSCHLI die Zusammensetzung der dunklen, punktierten Schichten aus länglichen, durch die Porenkanälchen (BÜTSCHLI's „Säulchen") voneinander getrennten „Stücken" erkannt, und in zutreffender Weise als Querschnitt des Balkenwerkes der Flächenschnitte gedeutet (Fig. 23). Seine weitere Angabe jedoch, daß diesen „Stücken" eine feinwabige Struktur zukommt, wie es auch in Fig. 92 dargestellt ist, kann ich nicht bestätigen. Ich halte dieselben vielmehr für Querschnitte von Fibrillengruppen, wie sie uns in freilich sehr viel größerem Maßstabe in den querdurchschnittenen Chitinstäben oder richtiger Bändern des Panzers des Lamelliconider entgegentreten. Wir werden später in dem optischen Verhalten solcher Querschnitte eine weitere Bestätigung dieser Auffassung kennen lernen, der zufolge ein wirklicher Unterschied in der Struktur der hellen und dunklen Schichten nicht besteht und am Querschnitt nur durch die wechselnde Verlaufsrichtung der Chitinfibrillen in je zwei aufeinander folgenden Schichten vorgetäuscht wird.

Es ergiebt sich zugleich aus der Betrachtung eines solchen Querschnittes, daß jede Schicht, innerhalb deren die Fibrillen gleichsinnig verlaufen, wie bei den Käfern eine nicht unbeträchtliche, der Höhe der querdurchschnittenen Schichten entsprechende Dicke hat. Zugleich aber — und hierin weicht der Crustaceenpanzer von der Chitinhülle der Käfer ab — findet dort in sehr viel reichlicherem Maße ein Faseraustausch zwischen benachbarten Schichten durch Umbiegen der Fibrillen statt.

Nur selten und stellenweise verlaufen innerhalb der ganzen Dicke der hellen Schichten die einzelnen Fibrillen parallel miteinander. In der Regel sieht man dieselben sowohl am oberen wie am unteren

Rande bogenförmig geschwungen abbiegen, um bündelweise die nächstangrenzenden dunklen Schichten senkrecht zu durchsetzen und entweder schon in der nächsten oder einer der folgenden hellen Lagen wieder in horizontale Richtung umzubiegen. Sie helfen daher gemeinsam mit den „Säulchen" die „Stücke" Bütschli's begrenzen. Bütschli läßt auch die sogenannteu „Centralfasern" seiner „Säulchen" sich im Niveau der „Grenzregion zweier Schichten" (d. h. nach meiner Auffassung der parallel der Fläche des Querschnittes gefaserten hellen Schichten) „in 2 bis mehrere Fasern auflösen, die sich der Fasermasse der Grenzregion beimischen und sich darin verlieren" (vergl. Textfig. bei Bütschli, l. c. Fig. 93, p. 359).

Ich bemerke schließlich noch, daß sich meine bisherige Schilderung der Struktur des Chitinpanzers der Crustaceen im wesentlichen auf die „Hauptlage" bezieht und daß ich die Pigmentlage vorläufig nicht berücksichtigte, weil sie der von mir bevorzugten Untersuchungsmethode (Abziehen feinster Lamellen von der Fläche) zu große Schwierigkeiten entgegenstellt. Offenbar sind hier die Fasersysteme der einzelnen elementaren Schichten noch viel inniger miteinander verfilzt, als es in der Hauptschicht der Fall ist.

Wie die Erfahrung lehrt, bietet uns in Fällen, wo es auf das Erkennen sehr feiner Strukturverhältnisse ankommt, die Untersuchung im polarisierten Licht immer dann ein sehr erwünschtes Hilfsmittel, wenn die Strukturelemente in ihrer Gesamtheit oder teilweise doppelbrechend sind. Da dies, wie schon gezeigt wurde, für die Chitinfibrillen in ausgezeichneter Weise gilt, so durfte man wohl erwarten, daß die Anwendung jenes allerempfindlichsten Reagens auf feinste Strukturen weitere wertvolle Aufschlüsse liefern würde. Bringt man einen dünnen Querschnitt durch einen Crustaceenpanzer zwischen gekreuzte Nicols, so erscheint er fast noch deutlicher geschichtet als im gewöhnlichen Lichte (Fig. 24), indem alle in diesem letzteren Falle hellen Schichten völlig dunkel bleiben, soweit die Verlaufsrichtung ihrer Fibrillen in die eine oder andere der beiden Polarisationsebenen fällt, dagegen hell aufleuchten, wenn sie mit jenen einen Winkel von 45° einschließen. Die im gewöhnlichen Lichte dunkel erscheinenden Schichten bleiben auch zwischen gekreuzten Nicols, und zwar bei jeder Lage des Präparates, an allen den Stellen dunkel, wo Fibrillenbündel wirklich quergetroffen wurden.

Dies ist nun freilich keineswegs immer gleichmäßig innerhalb einer solchen Schicht der Fall, da, wie schon erwähnt wurde, zahl-

reiche Fibrillen aus jeder einzelnen Schicht in die benachbarten abbiegen, wie man an den querdurchschnittenen längsfaserigen (hellen) Schichten so häufig und so deutlich sehen kann. Berücksichtigt man dabei, daß die Verlaufsrichtung solcher Fasern sich zwischen den beiden extremen Lagen, der horizontalen und der vertikalen, in der mannigfachsten Weise ändert, so erscheint es völlig verständlich, daß namentlich an etwas dickeren Querschnitten oft bei keiner Stellung des Präparates zwischen gekreuzten Nicols völlige Dunkelheit aller Schichten eintritt. Dies ist nur bei sehr dünnen und vor allem bei möglichst genau senkrecht zur Ebene der Lamellen gerichteten Querschnitten der Fall. Häufig sieht man innerhalb jeder „dunklen Schicht“ einen mittleren, bei einer gewissen Stellung der Nicols ziemlich hellen Streifen von 2 immer dunkel bleibenden Randzonen begrenzt, und man findet dann auch diese letzteren bei Untersuchung im gewöhnlichen Lichte stets etwas dunkler aussehend und in charakteristischer Weise punktiert, wie es den querdurchschnittenen Fibrillen entspricht.

Wenn ich das optische Verhalten wirklich gelungener Querschnitte durch den Krebs- oder Hummerpanzer berücksichtige, so kann ich nicht zweifeln, daß dasselbe in jeder Hinsicht dem der Skelette vom Hirsch- oder Nashornkäfer entspricht, mit dem einzigen Unterschiede, daß es sich im letzteren Falle um eine ungleich gröbere Struktur handelt und daß es hier auch niemals zu einem so reichlichen Faseraustausch zwischen den einzelnen Schichten kommt, wie es bei Crustaceen Regel zu sein scheint.

Die dadurch bedingten Unregelmäßigkeiten im Faserverlaufe treten nun auch an Flächenpräparaten bei Untersuchung im polarisierten Lichte auf das deutlichste hervor. Nur die feinsten, durch Abziehen gewonnenen Lamellen des Crustaceenpanzers erscheinen bei gewisser Lage (wenn die Richtung der Faserung mit den Polarisationsebenen einen Winkel von 45° einschließt) zwischen gekreuzten Nicols gleichmäßig hell. Wenn dagegen, wie es an Flächenschnitten stets der Fall ist, mehrere Schichten übereinander liegen, so bemerkt man in der Regel eine ziemlich ungleichmäßige Aufhellung des dunklen Gesichtsfeldes in Form von wellig verlaufenden oder konzentrisch angeordneten Bändern und Streifen. Letzterenfalls ist jedes solches System von einem dunklen Kreuz durchzogen, dessen Mittelpunkt durch den meist gelblich gefärbten Querschnitt eines haarähnlichen, die Schichten senkrecht durchsetzenden Chitinzapfens gebildet wird. Die einzelnen Schichten erscheinen ganz wie an einem Querschnitt des Panzers abwechselnd hell und dunkel, und ihre Zahl, beziehungs-

weise der einem solchen System entsprechende Flächenraum, steht oft in gar keinem Verhältnis zu der geringen Dicke des in der Achse verlaufenden Chitinzapfens (Fig. 25). Man begegnet diesen Strukturverhältnissen namentlich an Flächenschnitten dickerer, schon äußerlich rasch und höckerig erscheinender Teile des Exoskelettes vom Hummer. Es handelt sich hier offenbar um eine ganz analoge Anordnung der doppeltbrechenden, faserigen Elementarbestandteile des Chitins, wie sie bereits früher für den Nashornkäfer geschildert wurde und als geradezu charakteristische Struktur bei einigen noch zu besprechenden Käfern auftritt, wo stets auch cylindrische Chitinzapfen in der Achse solcher konzentrischen Schichtungssysteme gelegen sind. Da sich der feinere Bau der Lamellen hier infolge der viel bedeutenderen Dicke der Chitinfasern ungleich deutlicher ausprägt als bei den Crustaceen mit ihren außerordentlich feinen Fibrillen, so möge hier gleich ein Beispiel Erwähnung finden, welches die in Betracht kommenden Verhältnisse besonders klar erkennen läßt.

Rhynchophorus Phoenicis (Palmenbohrer).

Die mattschwarzen Flügeldecken dieses schönen Rüsselkäfers sind von ziemlich tiefen und schmalen Längsfurchen durchzogen, zwischen denen die Fläche etwas gewölbt hervortritt. Macht man nun nach Maceration in Kalilauge und Entfernung der dünnen, spröden Emailschicht einen Flächenschnitt durch die Substanz der Flügeldecken, so erscheinen die Furchen als Längsreihen konzentrisch angeordneter Lamellensysteme, während die Zwischenräume aus übereinander geschichteten ebenen Lamellen bestehen von ganz ähnlicher Struktur, wie in allen bisher betrachteten Fällen. Es handelt sich also um dünne, durchsichtige Häutchen, welche aus parallel zu einander angeordneten, in je zwei benachbarten Schichten sich überkreuzenden schmalen, rundlichen Fasern oder Bändern bestehen, die anscheinend homogen, doch als Bündel äußerst feiner Fibrillen aufzufassen sind. Diese Chitinfasern verlaufen stellenweise auf lange Strecken hin ohne alle seitlichen Anastomosen, an anderen Stellen jedoch sieht man sie vielfach miteinander verschmelzen, so daß nur kurze Spalten die Grenzen bezeichnen. Sehr instruktiv gestaltet sich bei diesem Käfer das Verhalten der „Porenkanäle“. Dieselben liegen nämlich an den meisten Stellen sehr weit voneinander entfernt und werden durch die Uebereinanderlagerung jener Spalten erzeugt, welche wie beim Nashornkäfer in den aufeinander folgenden Schichten sich derart überkreuzen, daß je 2 Spalten unmittelbar benachbarter Lamellen miteinander einen rechten Winkel bilden,

während die beiden darauf folgenden mit jenen einen Winkel von 45° einschließen u. s. w. (Fig. 26). Da die Spaltrichtung mit der Verlaufsrichtung der Fasern übereinstimmt, so gilt natürlich von dieser ganz das Gleiche. Die Mittelpunkte aller übereinander liegenden Spalten decken sich ganz wie bei Oryctes, und es kommen auf diese Weise Kanälchen zu stande, welche die Schichten in etwas schraubig gewundener Bahn durchsetzen, wie man immer leicht konstatiert, wenn man den Tubus langsam senkt oder hebt und so successive auf die verschiedenen Lamellen einstellt. Die verhältnismäßig bedeutende Größe der Spalten im Verein mit dem Umstande, daß sie innerhalb einer und derselben Schicht durch weite Zwischenräume voneinander getrennt sind, macht hier die Auffassung von Strukturverhältnissen leicht, deren Deutung bei dem Panzer der Crustaceen großen Schwierigkeiten begegnet. Was nun die konzentrisch geschichteten Lamellensysteme jener Furchen in den Flügeldecken anlangt (Fig. 27), so gruppieren sie sich wie in allen anderen Fällen um senkrecht aus der Tiefe aufsteigende braune Chitinzapfen und stellen hinsichtlich ihrer feineren Struktur ein vollkommenes Abbild HAVERS'scher Systeme des Knochens dar. Die einzelnen in der Längsrichtung der Flügeldecken etwas zusammengedrückten und daher elliptisch gekrümmten Schichten sind ziemlich dick und voneinander durch scharfe Konturlinien getrennt. Je zwei unmittelbar aufeinander folgende Schichten unterscheiden sich schon im gewöhnlichen Lichte und bei verhältnismäßig schwacher Vergrößerung auf das schärfste voneinander durch ihre verschiedene Struktur. Die einen erscheinen ziemlich homogen, mattglänzend, die zwischenliegenden dagegen meist deutlich radiär gestreift (Fig. 27). Man wird bei Betrachtung eines solchen Präparates sofort an das so charakteristische, nur freilich viel gröbere Bild eines Querschnittes durch Skelettteile vom Hirschkäfer oder Nashornkäfer erinnert, und in der That handelt es sich auch in beiden Fällen um die gleichen Strukturverhältnisse. Jedes konzentrische Lamellensystem des Rhynchophorus wiederholt sozusagen im kleinen Maßstabe den Schichtenbau der cylindrisch gekrümmten Wand eines Hirschkäferhornes. In den anscheinend homogenen Schichten verlaufen die Chitinfasern in der Ebene des Schnittes, in den radiär gestreiften sieht man die Querschnitte der gegeneinander abgeplatteten bandförmigen Fibrillenbündel nebeneinander liegen.

Dem entspricht nun auch in vollkommenster Weise das Verhalten solcher Flächenschnitte im polarisierten Lichte. Alle jene Lamellen, in welchen die Fibrillen senkrecht zur Achse

durchschnitten sind, erscheinen zwischen gekreuzten Nicols bei jeder Lage des Präparates dunkel, während die parallel der Faserung getroffenen Schichten hell aufleuchten und nur von einem schwarzen Kreuz durchzogen werden, dessen Schenkel die Richtung der beiden Polarisationsebenen andeuten. Genau das gleiche Verhalten und auch aus gleichen Gründen zeigen bekanntlich Querschnitte Havers'scher Systeme des Wirbeltierknochens.

Während bei Rhynchophorus nur ein verhältnismäßig kleiner Bezirk der Flügeldecken (die Furchen) durch die eben beschriebene Struktur ausgezeichnet ist, erscheinen dieselben bei dem afrikanischen Schwimmkäfer

Cybister Owas

fast ausschließlich aus solchen um senkrecht aufsteigende Chitinzapfen gruppierten Lamellensystemen aufgebaut, welche im Flächenschnitt sich fast ohne Zwischenraum berühren (Fig. 28). Wenigstens ist dies dann der Fall, wenn der Schnitt nahe der Oberfläche geführt wurde. Betrachtet man bei Lupenvergrößerung eine Flügeldecke nach Entfernung der Emailschicht, so sieht man dieselbe aus lauter kreisrunden Stücken gebildet, deren peripherer Bezirk am trockenen Präparate etwas unter die Oberfläche eingesunken ist, während sich im Centrum eine kleine schwärzliche Warze erhebt. Schnitte, welche nahe der Innenfläche des Flügels geführt wurden, lassen dagegen jene runden Schichtenbezirke durch eine zwischenliegende Grundsubstanz getrennt erscheinen. Es handelt sich daher nicht sowohl um konzentrisch geschichtete Cylinder, welche wie senkrecht eingerammte Pfähle nebeneinander liegen, sondern vielmehr um Schichtensysteme von der Form abgestumpfter Kegel. Horizontal verlaufen die Schichten bloß innerhalb jener Zwischensubstanz in tieferen Partieen der Flügeldecken und zeigen hier eine ganz ähnliche Struktur wie bei Rhynchophorus. Wieder handelt es sich um übereinander geschichtete, faserige Lamellen mit gekreuzter Verlaufsrichtung der sehr schmalen und, wie der Querschnitt zeigt, platt-bandförmigen Fibrillenbündel (Fig. 29), die, wie in allen anderen Fällen auch, auf der schmalen Kante stehen, so daß sie, von der Fläche gesehen, als feine, parallel nebeneinander liegende Fasern erscheinen, die sich in benachbarten Schichten meist annähernd rechtwinklig überkreuzen (Fig. 29).

Von Stelle zu Stelle bemerkt man auch hier kurze Spalten zwischen den Chitinbändern, welche in allen einzelnen Schichten

korrespondieren und so wieder Porenkanälchen bilden, welche in etwas schräger oder schraubig gewundener Richtung emporsteigen.

Von dem Verhalten der konzentrischen Schichtensysteme am Flächenschnitt im gewöhnlichen und im polarisierten Lichte zwischen gekreuzten Nicols giebt Fig. 28 eine ausreichende Vorstellung, und habe ich nach dem von Rhynchophorus Mitgeteilten kaum noch etwas hinzuzufügen. Dagegen möchte ich mit ein paar Worten noch des sehr charakteristischen Verlaufes der Lamellen am Querschnitt der Flügeldecken gedenken (Fig. 30, 31).

Es ist, wie in allen anderen Fällen auch, nicht ganz leicht, wirklich gute, hinreichend feine Querschnitte durch Chitingebilde zu erhalten, da sich die Schichten leicht verbiegen oder voneinander trennen. Hat man aber an günstiger Stelle die braungelben Chitinzapfen gerade der Länge nach durchschnitten, so erkennt man auf das deutlichste, daß die Zapfen nicht etwa nur von unten her ursprünglich horizontal gelagerte Schichten aufbiegen, sondern zwischen je zwei Zapfen laufen die Schichten in sich selbst zurück, und nur der oberen und unteren (inneren) Fläche der Flügeldecke entsprechend finden sich einige durchwegs horizontal verlaufende Lamellen übergelagert. Der ganze Raum zwischen diesen der Flügelfläche parallelen Grenzschichten erscheint ausgefüllt von etwas plattgedrückten, konzentrisch geschichteten Lamellenkomplexen, deren Grenzen durch jene, selbst konzentrisch geschichtete Cylinder darstellenden Chitinzapfen gebildet werden (Fig. 30, 31). An jedem solchen Querschnitt hat man Gelegenheit, sich von der regelmäßigen Abwechslung der Struktur benachbarter Schichten zu überzeugen. Während die einen homogen und zwischen gekreuzten Nicols hell erscheinen, sieht man die sie trennenden Schichten, deren platt-bandförmige Fibrillenbündel querdurchschnitten wurden, in der regelmäßigsten Weise fein radiär gestreift (Fig. 31); sie bleiben dementsprechend zwischen gekreuzten Nicols bei jeder Lage des Präparates dunkel.

Lucanus cervus (Larve).

Einer ziemlich abweichenden Struktur des Chitins begegnen wir bei Untersuchung der widerstandsfähigeren Teile der ausgewachsenen Larve dieses Käfers. Interessant sind vor allem das Kopfskelett und die besonders harten, festen Kiefer. Jeder Flächenschnitt durch die nußbraune, in Kalilauge macerierte Kopfkapsel zeigt ein Bild, welches auf den ersten Blick sehr an einen Sehnenquerschnitt er-

innert. Ein ziemlich grobmaschiges Gitterwerk von feinfaserigem Aussehen umschließt in den Lücken eine Mosaik kleiner, polygonal gegeneinander abgeplatteter Feldchen, welche durch ziemlich breite Konturen begrenzt werden (Fig. 32a, b). An sehr dünnen Schnitten erkennt man bei Anwendung starker Vergrößerung, daß die Substanz der Grundbalken eigentlich eine feinnetzige Struktur besitzt, indem zahllose, in einer bestimmten Richtung gestreckte Spalten eine anscheinend homogene Grundsubstanz durchsetzen, während die Fläche der kleinen Mosaikfeldchen äußerst fein punktiert erscheint. Untersucht man zwischen gekreuzten Nicols, so tritt das Balkenwerk der Grundsubstanz ziemlich hellleuchtend hervor, während die umschlossenen Feldchen völlig dunkel erscheinen. Darf man auch hier eine fibrilläre Struktur annehmen, so würde man voraussetzen müssen, daß die einzelnen Elemente innerhalb des groben Balkenwerkes in der Ebene des Präparates verlaufen, in den Feldchen dagegen, die ohne Zweifel Abdrücke der Bildungszellen darstellen, querdurchschnitten sind.

An die schon geschilderten Befunde bei Chalconotus erinnert die Struktur des Chitins der Oberkiefer der Larve. An dünnen Flächenschnitten bemerkt man schon bei Untersuchung im gewöhnlichen Lichte eine eigentümliche Querbänderung, die, wie in jenem Falle die Zellenzeichnung, durch eine segmentale Gliederung der parallel nebeneinander liegenden Fibrillen in optisch differente, hellere und dunklere Abschnitte bedingt wird. Zwischen gekreuzten Nicols tritt der Unterschied noch deutlicher hervor, indem die helleren Segmente sich zugleich als doppelbrechend, die dunkleren dagegen als isotrop erweisen (Fig. 33).

II. Zellhäute, Cuticulargebilde und Bindesubstanzen.

Wenn wir die im Vorstehenden geschilderten Strukturverhältnisse des cuticularen Exoskelettes der Käfer überblicken, so tritt in ganz unverkennbarer Weise die Aehnlichkeit mit einer großen Reihe anderer Produkte pflanzlicher und tierischer Zellen hervor, die man zum Teil auch als Cuticularbildungen deutet, anderenfalls aber Zellmembran nennt oder endlich als „Zwischensubstanz“ der Zellen auffaßt. Es herrscht in dieser Beziehung leider keineswegs erwünschte Klarheit, was, wie ich glaube, wesentlich dem Umstande zuzuschreiben ist, daß für die Unterscheidung vielfach sehr verschiedene Gesichtspunkte als bestimmend angesehen wurden. Sehen wir von den sogenannten „Intercellularsubstanzen“ tierischer Gewebe (Bindesub-

stanzen) zunächst ganz ab, so herrscht schon große Unsicherheit hinsichtlich einer scharfen Begriffsbestimmung dessen, was man als Zellmembran und als Cuticula zu bezeichnen hat. WALDEYER (Die neueren Ansichten über den Bau und das Wesen der Zelle, D. Med. Wochenschr., 1895, p. 800) definiert als Cuticula eine „durch Ausscheidungen seitens der Zellen entstandene Membran“, die „sich immer von der Stätte ihrer Abscheidung, also von der Zelle, wie diese vor Beginn der Ausscheidung war, isolieren lassen muß“. Er will davon scharf getrennt wissen „die durch Differenzierung der äußersten Plasmaschichten der Zellen“ entstandenen Membranen, zu welchen letzteren gerade die typischen Cellulosehüllen der Pflanzenzellen zu rechnen wären. Auch F. LEYDIG (Zelle und Gewebe, 1885) unterscheidet neben der „Zellmembran“, welche durch Erhärtung der Rindensubstanz des Plasmakörpers zu stande kommt, als „Cuticula“ jede Umgrenzung einer (tierischen) Zelle, welche vom Zellkörper abgeschieden (secerniert) wird und daher außerhalb des Plasmas als etwas morphologisch Selbständiges liegt. Demgegenüber hat F. E. SCHULZE schon viel früher (1869) den Standpunkt vertreten, daß eine so scharfe Sonderung der Begriffe Membran und Cuticula nicht durchführbar ist. „Die Cuticula steht an Stelle der Zellmembran, ist wie diese ein Umwandlungs- oder Ausscheidungsprodukt des Protoplasmas und ihr morphologisch gleichwertig.“ (Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 5, 1869, p. 205.)

WALDEYER, der diesen letzteren Satz SCHULZE's citiert, bemerkt hierzu ganz richtig, daß alle solche theoretischen Untersuchungen ihr Mißliches haben und daß „man ja auch gewiß fragen kann, wo die Grenze zwischen einer Umwandlung oder Ausscheidung liege“.

Dieselbe Meinung kann man wohl auch aus einer Bemerkung SCHÄFER's in seiner Bearbeitung der Gewebelehre (im Handb. d. Anat. von QUAIN-SHARPEY, 1891—95) herauslesen, wo es heißt, daß die Membranbildung auf Ablagerung von chemischen Verbindungen in oder auf die Rindenlage des Protoplasmas beruhe, wodurch diese resistenter gemacht werde.

Ein Gegensatz zwischen Zellmembran (Zellhaut) und Cuticula wird aber vielfach nicht allein mit Rücksicht auf die Art ihrer Bildung, sondern auch auf das rein morphologische Moment hin statuiert, ob ein Plasmakörper allseitig oder nur an einem beschränkten Teil seiner Oberfläche von jenen Gebilden bedeckt wird. „Bis jetzt sind, wie WALDEYER in Uebereinstimmung mit SCHULZE und LEYDIG bemerkt, cuticulare Ausschei-

dungen mit Sicherheit nur an den freien Flächen der Zellen, mit denen sie an die Außenwelt oder an einen Hohlraum grenzen, gesichert worden, nicht ringsum um die Zellen" (l. c. p. 802). Stellt man sich auf den Standpunkt, welchen F. E. SCHULZE (18) ganz neuerdings dieser Frage gegenüber einnimmt, so würde jenes morphologische Kriterium überhaupt allein ausschlaggebend sein für die Wahl der Bezeichnung Zellhaut oder Cuticula. Cuticula wäre einfach eine lokal entwickelte Zellhaut, wie deren Entstehung auch immer zu denken sein mag. „Ob eine Grenzschicht aus Albumin, Chitin, Keratin, Cellulose oder irgend einer anderen festeren Substanz resp. Verbindungen solcher besteht, würde demnach für unsere Frage gleichgiltig sein. Ebensowenig können unorganische Substanzen, wie Kieselsäure, Kalksalze und dergleichen einen Unterschied bedingen, zumal da sie hier ja ausnahmslos in Verbindung mit einer organischen Grundlage auftreten. Auch die Struktur scheint für diese Begriffsbestimmung unwesentlich zu sein. Ob eine Zellhülle homogen lamellös geschichtet ist oder radiär durchbohrt ist, ob sie aus einem Balkennetz, einem Balkengerüst oder aus Waben besteht, ob differente Formelemente dieser oder jener Art vorgelagert sind oder nicht, kann hier schwerlich in Betracht kommen" (F. E. SCHULZE). Wesentlich ist nach SCHULZE nur eine gewisse Festigkeit einer Rindenschicht gegenüber dem Plasma des Zellleibes, sowie die mehr oder weniger scharfe Abgrenzung gegen denselben. Da aber vielfach Zellhüllen vorkommen und zum Teil sogar aus festen Zellmembranen sich entwickeln, welche eine gallertige oder schleimige Beschaffenheit besitzen, sonst aber hinsichtlich ihrer Entstehung, ihrer chemischen Beschaffenheit und auch sogar ihrer Struktur nach mit festen Zellhäuten übereinstimmen, so dürfte es sich empfehlen, jenen allgemeineren Ausdruck „Zellhülle" zu bevorzugen. „Cuticula" ist dann eben nur eine partielle Zellhülle oder ein chemisch differenter Teil einer allgemeinen Hülle.

Auf der niedersten Stufe der Entwickelung tritt uns eine Zellhülle entgegen als sogenannte „Plasmahaut" (Hautschicht), die nichts weiter darstellt als die äußerste, infolge der Wechselwirkung zwischen Protoplasma und umgebendem Medium fester und widerstandsfähiger gewordene Plasmaschicht. Die so wichtigen und auffallenden diosmotischen Eigenschaften des Protoplasmas machen die Annahme unabweisbar, daß auch in solchen Fällen, wo optisch und chemisch eine Zellhülle nicht nachweisbar ist, eine besonders geartete, im übrigen aber von dem Plasmakörper nicht scharf gesonderte periphere Schicht existiert, welche nur durch ihre physiologischen

Eigenschaften charakterisiert und vor allem für das diosmotische Verhalten der Zelle bestimmend ist (Pfeffer). Die Bedingungen für die Entstehung einer Plasmahaut sind nun, wie Pfeffer gezeigt hat, überall gegeben, wo Plasmamassen freie Oberflächen darbieten, also nicht nur an der Grenzfläche gegen ein äußeres Medium oder gegen eine feste Zellhaut, sondern auch um Vakuolen und Fremdkörper herum („innere Plasmahaut", „Vakuolenwand"). Daß sich um Protoplasmamassen im Wasser ganz allgemein eine membranartige Schicht bildet, wurde schon von Naegeli konstatiert (Pflanzenphysiol. Unters., 1855, I, p. 9) und als ein der Gerinnung der Eiweißstoffe zu vergleichender Vorgang bezeichnet. Daß die Plasmahaut in der That als ein Produkt des Plasmas anzusehen ist, daß sie sich aus demselben differenziert, wenn gewisse Bedingungen gegeben sind, das konnten Pfeffer an Myxomyceten (19), Rhumbler (20) an Amöben direkt beweisen. Zwischen Hyaloplasma und Körnerplasma (Ekto- und Entoplasma) besteht bei den ersteren keine scharfe Grenze. Durchschneidet man nun einen der Plasmodiumstränge, so grenzt sich das freigelegte Körnerplasma rasch ab und zeigt schon nach wenigen Minuten einen deutlichen Hyaloplasmasaum. Es scheint, daß auch in anderen Fällen vorwiegend das Hyaloplasma das Baumaterial für die Plasmahaut liefert, wenn auch nicht jeder ansehnliche Hyaloplasmasaum seiner ganzen Masse nach als Plasmahaut anzusprechen ist, die, um im Dienste des Organismus und speciell in diosmotischen Vorgängen entscheidend wirksam zu sein, schließlich auf eine Molecularschicht reduziert sein könnte (Pfeffer). „Schon dieserhalb muß, bei realer Existenz, die Plasmahaut nicht notwendigerweise optisch wahrnehmbar sein, und eine wahrnehmbare Differenzierung eines Grenzwalls ist nicht jedesmal zu erwarten, wenn der ganze Protoplast nur hyaloplasmatisch aufgebaut ist" .... „In jedem Falle ist und bleibt die in allem Wechsel sich erhaltende Plasmahaut ein selbst lebendes Organ des lebenden Protoplasten, welches im Dienste und in Wechselwirkung mit dem Ganzen zu funktionieren hat" (Pfeffer).

Aus den schönen Untersuchungen von Overton (21) scheint hervorzugehen, daß bereits die Plasmahaut, die man in gewissem Sinne als die primitivste Zellhülle bezeichnen darf, chemisch von dem übrigen Plasma wesentlich verschieden ist. Aus dem Umstande, daß „alle solche Verbindungen, welche in Aether, fetten Oelen und ähnlichen Lösungsmitteln leicht löslich sind resp. leichter löslich sind als in Wasser, durch den lebenden Protoplasten mit

größter Schnelligkeit eindringen, während für solche Verbindungen, welche zwar in Wasser leicht, in Aethyläther oder fettem Oel aber gar nicht oder nur wenig löslich sind, der Protoplast nicht merklich oder nur äußerst langsam durchlässig ist", schließt Overton auf eine Imprägnierung der Grenzschicht des Plasmakörpers mit einer Substanz, deren Lösungsvermögen für verschiedene Verbindungen mit dem eines fetten Oeles nahe übereinstimmt. Er denkt hauptsächlich an Cholesterine oder eine cholesterinartige Verbindung (Cholesterinester), resp. ein Gemisch solcher Verbindungen.

Die nächste Stufe der Entwickelung einer nicht allein der Aufnahme von Stoffen, sondern auch dem Schutze und der Festigkeit dienenden Zellhülle ist in einer wenigstens zeitweise vorhandenen, oft sehr auffallenden Verschiedenheit der Kohäsion der Teilchen im Ekto- und Entoplasma gegeben. Schon bei vielen Amöben ist die Zähigkeit des ersteren so beträchtlich, daß, wie Rhumbler bemerkt, neben der Oberflächenspannung auch noch sonstige, die Verdichtung des Ektoplasmas verursachende Einwirkungen vorhanden sein müssen. Auch er hält es für wahrscheinlich, daß bei manchen Amöben eine chemische Umwandlung der in das Ektoplasma eintretenden Entoplasmabestandteile vor sich geht. Schnitte durch A. verrucosa, welche Rhumbler mit schwacher Kalilauge behandelte, zeigten nur noch die ganz erhaltene Ektoplasmaschicht, während das Entoplasma vollkommen herausgelöst war. Alle ektoplasmatischen Bestandteile waren so glatt und wohlerhalten isoliert, wie man etwa Kalk- oder Kieselgerüste durch Kochen in Kalilauge vom Weichkörper isolieren kann, so daß eine chemische Differenz zwischen Ekto- und Entoplasma vorliegen muß. Da nun das Ektoplasma aus Substanzen des Entoplasmas seinen Ursprung nimmt, so muß offenbar auch eine chemische substantielle Umwandlung mit den in das Ektoplasma eingetretenen Entoplasmasubstanzen vor sich gegangen sein. Bütschli (1892) rechnet die sogenannte Alveolarschicht der Infusorien nicht unter die Zellmembranen im gewöhnlichen Sinne, indem diese Schicht gerade so zerfließlich ist wie das übrige Plasma, „von welchem sie auch in Hinsicht auf Tinktion und chemisches Verhalten, soweit dieses erforscht ist, keine wesentlichen Unterschiede zeigt". Es scheint daher, „daß sie aus einer im wesentlichen mit dem übrigen Plasma übereinstimmenden Substanz besteht, welche nur geringfügige chemische Modifikationen erfahren haben kann". Andererseits glaubt aber Bütschli, „daß sie sich häufig durch Solidifikation zu einer festen Membran entwickelt, die man dann als Zellmembran bezeichnen kann". So erscheint die äußere Grenz-

lamelle der Alveolarschicht (Bütschli's „Pellicula") thatsächlich oft fest. Daß aber auch die gesamte Alveolarschicht fest werden kann, scheint aus dem Umstande hervorzugehen, daß „bei gewissen Ciliaten (Vorticellen, Nassula) unter ihr noch eine zweite Radiärschicht vorkommt, was die Festigkeit der äußeren hinreichend beweisen dürfte" (Bütschli). Unter Umständen scheint nun die Alveolarschicht bei Erhaltung ihrer wabigen Struktur eine tiefgreifende chemische Metamorphose zu erleiden, indem sie sich in eine chitinähnliche feste Substanz verwandelt, welche nun eine verhältnismäßig sehr widerstandsfähige Hülle des Plasmakörpers bildet, die sich schließlich von diesem völlig isolieren kann. Am längsten und besten ist dies von der Arcella-Schale bekannt, aber auch bei Tintinnen-Gehäusen scheinen ähnliche Verhältnisse gegeben zu sein (Rich. Biedermann, Ueber die Struktur der Tintinnengehäuse, Inaug.-Diss., Kiel 1893). Wir sehen schon in diesen einfachen Fällen, wie ein prinzipieller Unterschied zwischen einer mit dem Plasmakörper noch untrennbar fest verbundenen Zellhülle und einem sozusagen selbständig gewordenen „Gehäuse" nicht besteht, wofür namentlich die Gruppe der Flagellaten zahlreiche Beispiele liefert. Bütschli steht daher auch nicht an, „die Gehäuse- oder Schalenbildungen im allgemeinen gleichfalls in die Kategorie der Zellmembranen einzureihen" (Protozoa, Bd. 1, p. 677).

Während in den zuletzt angeführten Beispielen die Zellhülle ihre Entstehung durch chemische Metamorphose und Erhärtung der äußersten Plasmaschicht unmittelbar durch die Erhaltung und dauernde Fixierung der Wabenstruktur erkennen läßt, sehen wir in einer sehr großen Zahl von Fällen, wo allseitige resp. partiell entwickelte Zellhüllen (Membranen oder Cuticulae) eine größere und zuweilen sogar ganz enorme Entwickelung erreichen, besondere, zum Teil komplizierte Strukturen auftreten, welche in einer unverkennbaren Beziehung zur Funktion der betreffenden Teile als Stütz- und Skelettsubstanzen stehen. Bei aller Mannigfaltigkeit im einzelnen drängt sich aber bei einer Uebersicht derartiger Bildungen sofort die Ueberzeugung auf, daß ein gewisser Grundplan existiert, nach welchem sich solche schützende und stützende Zellhüllen aufbauen, gleichgiltig wie auch das Material beschaffen sein mag und ob es sich um Pflanzen oder Tiere handelt. Gerade auf diese gemeinsamen Strukturverhältnisse möchte ich nun hier die Aufmerksamkeit hinlenken, da sie mehr als alles andere geeignet sind, die physiologische Zusammengehörigkeit aller Stütz- und Skelettsubstanzen klar zu er-

weisen, die sich übrigens zum Teil auch schon im chemischen Aufbau verrät. Hier ist vor allem die bedeutsame Rolle der Kohlehydrate hervorzuheben, welche bei Pflanzen fast ausschließlich, bei Tieren in der Regel in Verbindung mit eiweißartigen Körpern als Grundlagen von Skelettsubstanzen fungieren. Man denke einerseits an die Cellulose und die Pflanzenschleime, andererseits an das Chitin, Spirographin, die Mucine und Mucoide sowie die Knorpelgrundsubstanz.

Bemerkenswert ist das ausnahmsweise Vorkommen von Cellulose im Tunicatenmantel, sowie von Chitin in der Membran vieler Pilzzellen.

In jeder Hinsicht darf die Cellulosehülle der Pflanzenzellen sozusagen als Typus einer Zellmembran gelten, und ihre feinere und feinste Struktur ist von zahlreichen Forschern zum Gegenstande sehr eingehender Untersuchungen gemacht worden. Leider kann man aber nicht sagen, daß die geäußerten Ansichten Uebereinstimmung zeigen, sie stehen vielmehr in vielen wesentlichen Punkten in direktem Gegensatze zu einander.

Während die zarte Wand jugendlicher Zellen im allgemeinen überall gleiche Dicke besitzt und als anscheinend strukturloses Häutchen den Plasmakörper umschließt, zeigen die Zellmembranen in den völlig differenzierten Geweben sehr häufig infolge ungleicher Verdickung der verschiedenenen Membranpartieen eine sehr verschiedene Gestaltung, die immer zu der physiologischen Funktion der betreffenden Zellen in engster Beziehung steht. Eine dickere Membran ist meist nicht homogen, zeigt sich vielmehr geschichtet, d. h. sie weist eine Aufeinanderfolge von Verdickungsschichten auf, die sich optisch verschieden verhalten. Oft wird die Schichtung durch Anwendung von Quellungsmitteln auch in solchen Fällen deutlich, wo sie vorher nicht bemerkbar war. Die Schichten zeigen im allgemeinen einen der Oberfläche der Zellen parallelen Verlauf und erscheinen daher auf dem Querschnitt als konzentrische Linien, auf dem Längsschnitt einer gestreckten Zelle dagegen als schmale Streifen, die der Zellachse parallel verlaufen. Die Deutlichkeit der Schichtung hängt in der Mehrzahl der Fälle in auffälligster Weise vom Wassergehalt der betreffenden Membranen ab und schwindet nach dem Austrocknen oft ganz, um bei Benetzung wieder hervorzutreten. Man nimmt daher meist mit Naegeli an, daß die Schichtung zum großen Teil auf einem ungleichen Wassergehalt (einer verschiedenen Quellungsfähigkeit) der einzelnen Schichten beruht. Doch wirken in anderen Fällen sicher auch chemische Differenzen mit, worauf schon Schmitz und Strasburger hingewiesen haben.

Auch KLEBS macht geltend, „daß die periodisch abgelagerten Zellwandschichten wohl nicht die gleiche (stoffliche) Qualität besitzen dürften“. Solche „Substanzdifferenzen“ nimmt auch CORRENS (22) an in den geschichteten Steinzellen des Marke von Podo|coryne und in den Sklerenchymfasern der Chinarinde. „Mit diesen mögen immerhin noch geringe Unterschiede im Wassergehalt verbunden sein, die jedoch gar keinen Einfluß auf die Deutlichkeit der Membranstruktur haben.“ In sehr auffälliger Weise machen sich chemische Unterschiede der einzelnen Wandschichten beispielsweise bei den Korkzellen bemerkbar, wo auf die primären, meist rasch verholzenden Wände die gleich bei ihrer Anlage suberinhaltigen sekundären Verdickungsschichten folgen und auf diese oft eine tertiäre, sehr dünne, cellulosenreiche Verdickungsschicht.

In der Regel erfolgt die Verdickung der pflanzlichen Zellmembran durch Apposition immer neuer Substanzschichten nicht gleichmäßig im ganzen Umfang der Zelle. An einzelnen Stellen wird die primäre Zellhülle gar nicht oder nur wenig verdickt, während die zwischenliegenden Partieen an Dicke zunehmen. Oft werden ganze größere Flächen vorwiegend oder ausschließlich verdickt; so die Außenflächen fast aller Epidermiszellen (Cuticularbildung). In manchen Zellen (Kollenchym) sind vorwiegend die Kanten verdickt. Unterbleibt die Verdickung an ganz beschränkten rundlichen Stellen, so erscheinen die geschichteten Wände in der Profilansicht durchzogen von radiär verlaufenden engeren oder weiteren Kanälen (Tüpfelkanäle), von der Fläche dagegen „getüpfelt“. Wenn die nicht verdickten Stellen der Zellwand, stark in die Breite gegezogen, quer über eine der Flächen der Zellen von einer Kante zur anderen reichen, so erscheinen die verdickten Stellen der Wand als parallele, in den Kanten durch Längsleisten verbundene Querleisten (Treppenzellen). Sind die leistenförmigen Wandverdickungen zu einem Netze angeordnet, so schließen dessen Maschen die nicht verdickten Stellen (Tüpfel) ein (Netzfaserzellen).

Spaltenförmige Tüpfel finden sich sehr charakteristisch ausgeprägt bei mechanisch wirkenden Zellen (Bast- und Holzzellen), und verlaufen die Spalten meist in der Richtung einer linksschiefen Spirale. Oft treten die lokalen Wandverdickungen auch in Form eines oder mehrerer parallel schraubig aufsteigender, der primären Zellwand angesetzter Leisten (Spiralfaserzellen) oder endlich geschlossener paralleler Ringe (Ringfaserzellen), und es haben diese Wandverdickungen hauptsächlich die Aufgabe, die mechanische

Festigkeit jener Elemente zu steigern und sie gewissermaßen zu steifen.

Neben der zunehmenden Verdickung der pflanzlichen Zellhaut durch successive Apposition immer neuer Schichten tritt nun vielfach auch in der Richtung der Fläche der Schichten eine Sonderung in nebeneinander liegende, optisch differente Stellen ein. Viele Membranen erscheinen, von der Fläche gesehen, von parallelen Streifen durchzogen, die in den einzelnen Fällen eine sehr verschiedene Orientierung zeigen (Längs-, Quer- und Schrägstreifung). Oft sind mehrere (2—4) sich kreuzende Systeme solcher Streifen vorhanden, so daß die Membran ein schachbrettartiges Aussehen erhält. Während NAEGELI annahm, daß auch in einer und derselben Schicht eine Kreuzung verschiedener Streifungssysteme vorkommt, wird dies von anderen Beobachtern (DIPPEL, STRASBURGER, KRABBE, CORRENS, ZIMMERMANN) durchaus bestritten, von BÜTSCHLI aber neuerdings wieder behauptet. Soweit ich mich selbst über diese Frage zu orientieren vermochte, muß ich daran festhalten, daß, wo in verschiedenen Richtungen verlaufende Streifensysteme vorkommen (Bastzellen), dieselben stets auch in verschiedenen Schichten gelegen sind.

Gerade bezüglich der uns hier vor allem interessierenden Streifung gehen die Ansichten neuerdings sehr auseinander. Einer historischen Zusammenstellung BÜTSCHLI's (17) entnehme ich die folgende Angabe: Ursprünglich hat man alle Streifungserscheinungen der Zellmembranen auf einen feinfaserigen oder fibrillären Bau derselben zurückführen wollen (VALENTIN 1837, MEYER 1837, AGARDT 1852, CRÜGER 1855, SCHACHT 1854). Diese Meinung wurde hauptsächlich unter dem Einfluß der Arbeiten von NAEGELI (1864) verlassen. Schon H. v. MOHL (1836, 1837, 1853) hatte Fibrillen aus den gestreiften Membranen in keiner Weise isolieren können. Dagegen hielt er es für möglich, daß „jene Streifen nur die Andeutungen von einer ungleichförmigen, nach der Richtung der Spirale geordneten Anordnung der Moleküle der Zellmembran sind" (1853, Ueber die Zusammensetzung der Zellmembran aus Fasern, Bot. Zeitung, Bd. 11, p. 753 und 769).

Der von NAEGELI begründeten Auffassung zufolge beruht sowohl Schichtung wie Streifung auf einem verschiedenen Wassergehalt und einer dadurch verursachten verschiedenen Dichte der abwechselnden Schichten und Streifen, und auch CORRENS (1891) hält dies in der Mehrzahl der Fälle für zutreffend. Dagegen wendet

er sich mit Entschiedenheit gegen die Vorstellung NAEGELI's vom gegenseitigen Sichdurchsetzen der Streifensysteme. Eine dritte Ansicht, die schon DIPPEL (1879) angedeutet hatte, vertritt STRASBURGER. Er glaubt, daß die Streifung von sehr schmalen, bandartigen Verdickungen auf der Innenseite der Membran herrühre, entsprechend den bekannten Spiralbändern der Gefäße. Als unzweifelhaft sichergestellt darf ein solches Verhalten für die Zellen des Coniferenholzes gelten (DIPPEL, STRASBURGER, CORRENS).

Endlich hat BÜTSCHLI (17) Schichtung sowohl wie Streifung der pflanzlichen Zellmembran auf eine Wabenstruktur derselben bezogen. Jede Schicht erscheint nach ihm im Längs- oder Querschnitt als eine Lage feiner Wabenräume. Er kommt in Uebereinstimmung mit NAEGELI zu der Ueberzeugung, daß die spirale gekreuzte Streifung der Membranen von Bastzellen in jeder Einzelschicht vorhanden ist und auf einer wirklichen Durchdringung, nicht aber auf einer Ueberkreuzung von Fibrillen aufeinander folgender Schichten beruht. Die von BÜTSCHLI vertretene Auffassung setzt voraus, daß die Hohlräumchen der Waben, bezw. auch die sich aus solchen Hohlräumchen zusammensetzenden, schwächer brechenden Zwischenräume der Spiralstreifen und die schwächer brechenden Schichten des Längs- und Querschnittes von wässeriger Flüssigkeit erfüllt und deshalb so schwach brechend sind. Es würde daher sowohl nach NAEGELI wie nach BÜTSCHLI der Unterschied der dichten und weniger dichten Schichten der Zellhaut auf der Verschiedenheit des Wassergehaltes beruhen, welche jedoch BÜTSCHLI nicht auf stärkere micellare Anziehungsverhältnisse zu Wasser bezogen wissen will, sondern vielmehr auf eine gröber wabige Struktur, die es bedingt, daß diese Schichten relativ mehr Wasser und weniger feste Substanz enthalten als die dichteren.

Sehen wir zunächst ganz ab von der Streitfrage nach den feinsten Strukturverhältnissen der pflanzlichen Zellmembran, so zeigt eine vergleichende Betrachtung der unmittelbar sichtbaren Differenzierungen sofort die große Aehnlichkeit zwischen dem Bau des Chitinskelettes der Arthropoden und jenem aller mechanisch sehr widerstandsfähigen Zellhüllen der Pflanzen. Dabei tritt vor allem die ganz untergeordnete Bedeutung des Umstandes hervor, ob eine solche druck-, zug- und biegungsfeste Hülle bloß einseitig entwickelt ist oder jeden einzelnen Plasmakörper für sich völlig umschließt. Denken wir uns in einer stark cuticularisierten Epidermis einer Pflanze nur die Cuticula an den freien Enden der Zellen entwickelt, diese aber

selbst sich unmittelbar berührend, wobei auch die Grenzen der einzelnen Plasmakörper verschwinden können, so daß ein vielkerniges Syncytium entsteht, so haben wir dasselbe Bild, wie es uns in zahllosen Fällen bei der Chitincuticula der Arthropoden begegnet. Völlig gleichgültig ist es auch, ob dabei die Partialcuticulae der einzelnen Zellindividuen durch deutlich erkennbare Grenzlinien voneinander gesondert oder zu einer einheitlichen Decke verschmolzen erscheinen, und nur die ganz außerordentliche Mächtigkeit, welche solche Chitinablagerungen vielfach erreichen, mit der verglichen die chitinogene Zellschicht sozusagen verschwindend dünn erscheint, möchte vielleicht bei manchem Bedenken erregen. Sie kann aber in keinem Falle als Einwand gegen eine Gleichstellung pflanzlicher Zellhäute und tierischer Chitinbildungen gelten, und ist lediglich bedingt durch die ungleich größere mechanische Beanspruchung der Chitinskelette.

Die Uebereinstimmung der Struktur der letzteren und stark verdickter pflanzlicher Zellhäute prägt sich einerseits in dem geschichteten Bau und ferner auch in der Beschaffenheit der einzelnen Schichten aus, die in beiden Fällen nicht kontinuierlich abgelagert werden, sondern von verschieden gestalteten Lücken durchsetzt sind, welche in den einzelnen Schichten miteinander korrespondieren und so zur Entstehung radiär gerichteter Porenkanäle führen. Es erscheint mir besonders bedeutungsvoll, daß gerade bei den mechanisch so wichtigen Bastzellen Form und Anordnung jener Substanzlücken (Tupfel) oft in auffallendster Weise an die entsprechenden Strukturverhältnisse in den Chitinschichten des Exoskelettes der Käfer erinnert. In beiden Fällen handelt es sich um spaltförmige Lücken, deren Ort und Richtung entweder in allen einzelnen Schichten übereinstimmt (wie meist bei Bastzellen), oder aber es findet eine Ueberkreuzung der korrespondierenden Spalten in je zwei unmittelbar benachbarten Schichten statt (wie in der Regel im Chitinpanzer).

Bei den echten Bastzellen sowie bei Libriformzellen sind die untereinander parallelen Spalten in einer linksschiefen Spirale geordnet, so daß in je 2 sich berührenden cylindrischen Zellen die Tüpfel sich kreuzen. Dasselbe findet aber, wie bereits Naegeli wußte, auch bisweilen schon innerhalb der Wand einer und derselben Zelle statt, indem die Längsachse des spaltenförmigen Querschnittes der Tüpfel in den äußeren Wandschichten einer linksgewundenen, in den inneren aber einer rechtsgewundenen Schraubenlinie entspricht, und dann ist die Aehnlichkeit mit den sich über-

kreuzenden Spalten je zweier benachbarter Chitinlamellen noch auffallender. Dazu kommt nun noch die kreuzstreifige Struktur vieler geschichteter Bastzellen, die, wie immer man auch über die ihr zu Grunde liegenden feinsten Strukturverhältnisse denken mag, doch sicher als sichtbarer Ausdruck einer in bestimmten Richtungen reihenförmig geordneten Lagerung der kleinsten Teilchen angesehen werden darf. Da ich mich in Uebereinstimmung mit STRASBURGER, CORRENS u. a. bei meinen darauf gerichteten, allerdings nur wenig zahlreichen Beobachtungen niemals davon überzeugen konnte, daß die Kreuzstreifung in einer und derselben Schicht vorhanden ist, wie NAEGELI und neuerdings BÜTSCHLI annehmen, so neige ich mich der Ansicht zu, daß jenen Zellhüllen in der That eine fibrilläre Struktur zukommt, wenn auch nur in dem oben erwähnten Sinne, daß die kleinsten Teilchen innerhalb jeder Schicht in Reihen geordnet sind, deren Richtung in aufeinander folgenden Schichten häufig wechselt. Dafür spricht vor allem auch das physikalische Verhalten solcher Zellmembranen, indem bekanntlich die optischen Elasticitätsachsen eine ganz gesetzmäßige Orientierung zu den Streifensystemen resp. der langen Achse der Tüpfelspalten zeigen. Diese Thatsache gewinnt noch an Bedeutung dadurch, daß ganz das Gleiche auch bezüglich aller wirklich faserförmigen oder auch nur in irgend einer Richtung gestreckten, leistenförmigen Verdickungen der Zellhaut gilt. Ich befinde mich hier in voller Uebereinstimmung mit HABERLANDT (Physiolog. Pflanzenanatomie, 1896, p. 137), welcher aus der Stellung der spaltförmigen Tüpfel von Bastzellen auf die Richtung der Molekularreihen schließt und annimmt, „daß man sich in prosenchymatischen Zellen die kleinsten Membranpartikelchen reihenweise verwachsen zu denken hat, so daß sie überaus zarte, mikroskopisch nicht mehr wahrnehmbare Fibrillen darstellen“. „Die Wandungen einer Bastzelle mit schiefgestellten Tüpfeln beständen demnach aus einem mehrfach gedrehten, von einem Kanale, dem Zelllumen, durchzogenen Bündel solcher feinster und überaus zahlreicher Fasern. Man könnte also die Bastzelle mit einem Tau vergleichen, dessen einzelne Fasern ja gleichfalls in Schraubenlinien verlaufen. Und so wie die Tordierung der Faserbündel des Taues die Festigkeit desselben erhöht, so dürfte auch der schraubenlinige Verlauf der Molekularreihen in den Bastzellwänden mechanisch vorteilhaft sein“ (HABERLANDT).

Eine solche Auffassung der feineren Struktur mechanisch stark beanspruchter pflanzlicher Zellhüllen gewinnt noch sehr an Wahrscheinlichkeit, wenn man die außerordentlich weite Verbreitung ähn-

licher Strukturen im Integument niederer wirbelloser Tiere mitberücksichtigt. Hier wiederholt sich in unzähligen Fällen immer wieder dasselbe Prinzip einer faserigen Gliederung der geschichteten Cuticularbildungen in der Fläche der einzelnen Schichten in Verbindung mit einer häufigen Wechsellagerung (Ueberkreuzung) der Fasern in benachbarten Schichten. Es soll hier nur an einige derartige Beispiele erinnert werden.

Sehr verbreitet findet sich ein solcher feinfaseriger Bau der Cuticula bei Würmern. Nach Timm (Beob. an Phreoryctes Menkeanus und Nais, Arb. a. d. zool. Inst. zu Würzburg, Bd. 6, 1883) läßt sich bei Phreoryctes von dem dicken Hautmuskelschlauch die stark irisierende Cuticula in großen Stücken abziehen, wenn die Tiere einige Zeit in Wasser oder schwachem Alkohol gelegen haben. Sie zeigt auf Querschnitten eine deutliche Schichtung und in der Flächenansicht ein System von sich kreuzenden Streifen, das in ziemlich gleichmäßiger Verteilung stärker hervortretende Kreuze erkennen läßt, deren Arme der Richtung der sich kreuzenden Streifen folgen (vergl. auch Leydig, Ueber Phr. Menkeanus, Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 1, 1865). Jenes System sich kreuzender Streifen rührt von Fasern her, aus denen die einzelnen Schichten der Cuticula bestehen. Es gelingt ziemlich leicht, durch Zerreißen mit einer Nadel an der Rißstelle einzelne Fasern zu isolieren. Die horizontalen Schichten kann man ebenfalls stellenweise mittelst einer Nadel voneinander trennen. Wo diese Trennung nicht vollständig vor sich gegangen ist, sieht man, wie eine Schicht mit einem Teil ihrer Fasern an der anderen hängt. Mit der Längsachse des Körpers bilden die Fasern der Cuticula einen Winkel von etwa 45°. Die erwähnten Kreuze (Timm, l. c. Taf. I, Fig. 1) sind Lücken zwischen den Cuticularfasern, die von einer ziemlich stark lichtbrechenden Masse ausgefüllt werden. Ueber jeden Arm des Kreuzes ziehen die zu ihm senkrecht gerichteten Fasern hinweg. Die Vereinigungsstelle der Arme bildet daher einen etwa quadratischen hellen Fleck, der in seinem Mittelpunkte die feine Oeffnung eines Hautdrüsenkanales zeigt. Außer diesen „Makroporen“ zeigt die Cuticula noch eine große Anzahl gleichmäßig verteilter, oft dichtgedrängter „Mikroporen“. Die Cuticula besteht bei Phreoryctes nicht aus Chitin, denn sie ist in Kalilauge leicht löslich.

Eine ganz ähnliche Anordnung der Cuticularfasern fand Timm auch bei Lumbricus, nur waren hier die Elemente etwas kleiner.

Leydig (l. c.) hat die Cuticula von Branchiobdella untersucht und giebt an, „daß das Bild sich so ausnimmt, als ob gekreuzte

Faserlagen die Cuticula zusammensetzen". Er vermochte sich jedoch nicht zu überzeugen, „daß die Linien der Ausdruck von wirklichen, einzelnen, für sich bestehenden Fasern sind". Er hält hier die Fäden für „Verdickungen von homogenen Substanzlagen". Durch eine sehr mächtig entwickelte Cuticula zeichnen sich die Ascariden aus. Zu äußerst liegt eine Schicht „von chitinöser Beschaffenheit", die eine Querstreifung erkennen läßt und aus Bändern mit parallelen Rändern zusammengesetzt ist, die durch sehr feine Furchen voneinander getrennt sind. Durch Maceration lassen sich diese Bänder, deren Länge dem halben Umfang des Wurmes gleichkommt, isolieren. Auf diese Außenschicht folgt eine dickere Lage, die sich in Flächenansicht durch eine feine schräge Streifung auszeichnet, welche „von sehr dünnen, in zwei Höhenlagen angeordneten Fäserchen herrührt". Da die Richtung der Fäserchen in diesen 2 Schichten entgegengesetzt ist, so bietet die Flächenansicht eine Schraffierung mit gekreuzten Streifen dar. Durch Zerzupfen gelingt es, die Lamellen der Faserschicht zu trennen und auf jeder die einfache, schräge Streifung zu sehen (Vogt und Young, Lehrb. d. vergl. Zootomie, II). Leydig beschreibt die Cuticula von Ascaris megalocephala als 4-schichtig. Die innerste Schicht ist homogen, läßt aber „sehr feine senkrechte Strichelchen erkennen". Die nächstfolgende Schicht zeigt ein faseriges Gefüge, „wobei die Fasern oder Bälkchen zu einem Geflecht sich verbinden", und ihr schließt sich nach außen die dritte und dickste Schicht von „gallertiger Beschaffenheit" an. Czermak, welcher schon 1852 auch einige Angaben über das optische Verhalten der Cuticula von Ascaris mitteilte (Ber. d. Wiener Akad. d. Wiss., Bd. 9, 1852), erwähnt ebenfalls unterhalb der äußeren Bänderlage eine dicke „homogene Schicht", auf welche eine Lage von Fasern folgt, die „unter sich parallel in schräger Richtung verlaufen; hierauf folgt eine zweite solche Lage von schrägen Fasern, welche sich mit den Fasern der vorigen Schicht unter einem Winkel von weniger als 45° kreuzen". „Gegen die Längsachse des Tieres sind die Fasern beider Schichten unter demselben Winkel, nur von entgegengesetzter Seite her, geneigt und laufen also eigentlich in Spiraltouren. Dieser Neigungswinkel beträgt etwas mehr als die Hälfte von 135°." Die Fasern der äußeren Schicht verlaufen in linksgewundenen, jene der inneren in rechtsgewundenen Spiralen. Czermak fand die Cuticula von Ascaris doppeltbrechend und zwar in gesetzmäßiger Beziehung zur Verlaufsrichtung der sichtbaren band- oder faserförmigen Strukturelemente. In neuerer Zeit (1899) ist der feinere Bau der Cuticula

von Ascaris megalocephala sehr eingehend auch von C. Toldt untersucht worden, und darf ich auf dessen Arbeit verweisen (24).

Auch die gewöhnliche Form der Cuticula der Anneliden ist nach Kölliker (5) die einer in zwei Richtungen streifigen, gegittert aussehenden Haut mit oder ohne Poren (so bei Alciope Aphrodite, Sipunculus, Nereis, Cirratulus, Eunice, Arenicola). Die Streifen dieser Cuticula, die ziemlich rechtwinklig sich kreuzen, liegen auch hier in zwei Lagen und scheinen in gewissen Fällen von Fasern herzurühren; wenigstens lassen sich bei Sipunculus durch Zerzupfen der Cuticula leicht steife Fasern isolieren (v. Kölliker).

Anscheinend ist kaum ein größerer Gegensatz denkbar als der zwischen den oft äußerst zarten, biegsamen Cuticularbildungen vieler Würmer und den massigen, nach Kilogrammen wiegenden Gehäusen mancher marinen Gastropodenformen. Dort ein durchsichtiges, dünnes Häutchen von verhältnismäßig geringer Widerstandskraft, ganz aus organischer Substanz gebildet, hier eine dicke, steinharte, enorm widerstandsfähige Schale, fast ohne eine Spur organischer Substanz, aus Calciumkarbonat und Phosphat bestehend. Während die Cuticularbildungen der Würmer fast immer in dauernd festem Zusammenhang mit ihren Bildungszellen bleibt, besteht bei den Schnecken — und das Gleiche gilt auch für die Lamellibranchier — nur in der ersten Zeit der Bildung eine nähere Beziehung zu gewissen Zellen des Mantelepithels, später aber steht die fertige Schale in gar keinem festen Zusammenhang mit jenen zelligen Elementen, deren Produkt sie darstellt. Nathusius v. Königsborn galt dieser letzterwähnte Umstand als so entscheidend gegen die Auffassung der Molluskenschalen als Cuticularbildungen, daß er jeden solchen Versuch als baren „Unsinn“ erklärte (l. c. p. 49). Er würde wohl ein milderes Urteil gefällt haben, wenn ihm die Entwickelungsgeschichte der Radula der Schneckenzunge bekannt gewesen wäre, welche uns zeigt, wie ein unzweifelhaftes, in seiner Gestaltung außerordentlich specialisiertes Produkt „cuticularer“ Abscheidung zu den epithelialen Bildungszellen in einer ganz analogen Beziehung steht, wie die Molluskenschale zum Mantelepithel. Immerhin ist es wunderbar genug, wie hier (bei Gastropoden) in einem fast ausschließlich aus anorganischem Material bestehenden Zellprodukt Strukturen auftreten, deren prinzipielle Zusammengehörigkeit mit jenen der Cuticularbildungen der Würmer und Arthropoden unschwer zu erkennen ist. In beiden Fällen finden wir die Fibrille als letztes Strukturelement entwickelt, und wie bei verschiedenen Spongien

die Form der Skelettelemente sich unabhängig zeigt vom Material, aus welchem sie bestehen, so gilt das Gleiche auch hier.

Wie es nadelförmige drei- und vierstrahlige „Spicula" aus Kieselsäure, Kalk oder einer organischen hornartigen Substanz giebt, so können auch die cuticularen Fibrillen sowohl aus organischer, wie anorganischer Substanz gebildet sein. Bei aller Verschiedenheit im einzelnen finden wir als durchgreifendes Strukturprinzip eine schichtenweise Lagerung der Fibrillen, und zwar in der Regel derart, daß sie in benachbarten Schichten gekreuzt verlaufen. Von untergeordneter Bedeutung ist es dann, ob die feinen Fasern sich weiterhin zu dickeren cylindrischen, band- oder plattenförmigen Gebilden gruppieren, wie wir es zum Teil schon im Exoskelett der Käfer, in höchster Entfaltung aber in allen dickeren Gastropodenschalen finden, wo das Prinzip der gekreuzten Ueberlagerung der Bauelemente nicht nur für die Plättchen der einzelnen aufeinanderfolgenden Kalklagen gilt, sondern ebenso auch wieder für die Fibrillen nebeneinander liegender Plättchen in einer und derselben Schicht (vergl. meine Arbeit über Bau und Entwickelung der Molluskenschalen, Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. 36, 1901).

Es bedarf kaum des besonderen Hinweises, daß es sich in allen diesen Fällen um „funktionelle Strukturen" im Sinne von Roux handelt, welche sich in Anpassung an die im gegebenen Falle wirkende mechanische Beanspruchung entwickelt haben. Es würde gewiß eine lohnende Aufgabe sein, an einem ausgedehnteren Materiale von Arthropoden und Mollusken diese Verhältnisse näher zu untersuchen, in ähnlicher Weise, wie es neuerdings mit so schönem Erfolge am Skelett der Wirbeltiere von Gebhard durchgeführt wurde.

Wenn es auf Grund der mitgeteilten Thatsachen als unzweifelhaft gelten darf, daß ein durchgreifender Unterschied zwischen Zellmembranen und Cuticularbildungen nicht existiert, indem es sich in beiden Fällen um nach bestimmten Gesetzen geformte (organisierte), im übrigen aber chemisch sehr verschiedene Produkte von Zellen handelt, die von diesen entweder allseitig oder nur an einer Grenzfläche hauptsächlich als mechanisch wirkende Schutzhüllen gebildet werden, so scheint mir auf der anderen Seite auch durchaus keine Berechtigung vorzuliegen, eine scharfe Grenze zwischen Cuticular- und Bindesubstanzen zu ziehen. Gerade die Untersuchung des Käferskelettes liefert hierfür, wie mir scheint, so überzeugende Beweise, daß ich nicht anstehen würde, wie von leimgebendem, so auch von chitinisiertem Bindegewebe zu sprechen, eine Auffassung, welche

übrigens Leydig bekanntlich seit langen Jahren immer wieder vertreten hat.

Er berief sich schon auf die „Aehnlichkeit, welche bindegewebige Häute und dickere Chitinlagen (von Insekten) auf dem senkrechten Schnitte zeigen, namentlich wenn letztere zuvor mit Kalilauge behandelt werden". Er verglich die angeblich verästelten Hohlräume und Lücken einer solchen Chitinhaut mit den sogen. Bindegewebskörpern der Wirbeltiere und läßt dort die „homogene Grundsubstanz" durch verästelte Spalträume ebenso in „cylindrische Massen" sich absetzen „wie im Bindegewebe" der Wirbeltiere die sogen. Bindegewebsbündel entstehen". (Leydig, Vom Bau des tierischen Körpers, 1864, p. 41.) Mit Rücksicht auf unsere heutigen Kenntnisse wird man diese letztere Gleichstellung entschieden für irrtümlich halten, zugleich aber auch die außerordentliche Aehnlichkeit der gröberen wie auch der feinsten Strukturverhältnisse gewisser Chitinhäute und bindegewebiger Membranen nur um so mehr hervorheben müssen. Es dürfte in dieser Beziehung kaum ein lehrreicheres Beispiel geben als die Cutis der niederen Wirbeltiere. Man vergleiche einen Querschnitt durch irgend einen dickeren Teil des Exoskelettes vom Hirschkäfer oder von Dynastes Hercules mit einem ebensolchen durch die Cutis eines Selachiers, und man wird die Aehnlichkeit, um nicht zu sagen die Identität der Struktur in beiden Fällen überraschend finden. Dic Cutis der Selachier besteht wie die aller niederen Wirbeltiere aus übereinander liegenden Bindegewebslamellen (O. Hertwig, Ueber Bau und Entwickelung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier; Jen. Zeitschr., Bd. 8, 1874, Taf. XII, Fig. 2 u. 11). Jede dieser Lamellen setzt sich aus einer einschichtigen Lage parallel geordneter Bindegewebsbündel zusammen, welche ihrerseits wieder in Bindegewebsfibrillen sich zerlegen lassen. Die Fibrillenbündel je zweier übereinander liegender Lamellen haben einen verschiedenen Faserverlauf, die einen der Längsachse des Tieres parallel, die anderen senkrecht zu derselben, so daß sie, von der Fläche betrachtet, einander unter rechtem Winkel kreuzen. Man mag daher der Quer- oder Sagittalebene des Tieres parallel schneiden, stets erhält man Lagen querdurchschnittener Bündel, welche mit den der Länge nach getroffenen in vollkommen regelmäßiger Weise abwechseln. Die größte Dicke besitzen die tieferen Lamellen, während die nach der Epidermis zu gelegenen an Dicke allmählich abnehmen. In den Bau der Cutis gehen endlich noch in einer dritten Richtung isoliert verlaufende Bindegewebsbündel ein. Dieselben durchsetzen die eben beschriebenen sich kreuzenden La-

mellen, indem sie senkrecht vom subcutanen Gewebe bis zur Epidermis aufsteigen.... Zwischen den in horizontaler Richtung sich kreuzenden Bindegewebslamellen finden sich Zellen, die den Bündeln langgestreckt anliegen und sich daher ebenfalls unter rechtem Winkel kreuzen, entsprechend der Richtung der Bündel, welchen sie folgen (O. Hertwig). Einen analogen fibrillär geschichteten Bau zeigt bekanntlich auch die Cornea, und auch in den Fascien finden wir die Bindegewebsfibrillen, bezw. die aus ihnen gebildeten Bündel zweier sich mehr oder weniger genau unter rechtem Winkel kreuzenden Systeme. Viel weniger regelmäßig ist die Anordnung der Faserzüge des Bindegewebes in der Cutis der höheren Wirbeltiere. Hier bilden dieselben, indem sie sich unter verschiedenen Winkeln durchkreuzen, teilen und wieder vereinigen, ein dickes oder dünneres Lager, durch welches 3 aufeinander senkrechte Schnitte so gelegt werden können, daß der eine alle Bündel vorherrschend in der Längsrichtung trifft während die beiden anderen längs, schräg und quer getroffene Bündel enthalten. Auch derartige Strukturen finden sich in den Chitinskeletten reichlich vertreten.

Auf den ersten Blick möchte eine Gleichstellung bindegewebiger und chitiniger Teile schon aus dem Grunde unzulässig erscheinen, weil es sich nach der herrschenden Auffassung dort eben um ein von Zellen durchsetztes „Gewebe", hier aber um eine zellenfreie Ausscheidung oder Absonderung handelt. Ein solcher Einwand kann aber in keiner Weise als stichhaltig gelten. Abgesehen davon, daß es typische Cuticularbildungen giebt, die, ursprünglich zellenfrei, durch nachträgliche Einwanderung zelliger Elemente einen gewebeähnlichen Charakter gewinnen, wie z. B. der Cellulosemantel der Tunicaten, lehrt auch die Entwickelungsgeschichte der Cutis, daß die kollagenen Fibrillen derselben ursprünglich zu ihren Bildungszellen in einem ganz analogen Verhältnis stehen, wie die Chitinfasern zu den chitinogenen Zellen. Nach Rabl (Ueber die Prinzipien der Histologie, Verhandl. der Anatom. Ges. 1889, p. 50f.) sieht man bei Tritonlarven, deren vordere Extremitäten schon wohlausgebildet sind, oder bei Salamanderlarven von etwa 20 mm Länge „dicht unter der zweischichtigen Epidermis eine anfangs sehr dünne, aber bald dicker werdende Schichte ungemein feiner, in rechtem Winkel sich durchkreuzender Fibrillen (die erste Fibrillenschicht der Cutis).... Dicht unter dieser Schicht sieht man große Zellen, die der Fibrillenschicht unmittelbar anliegen und von deren Protoplasma zarte Fortsätze ausgehen die mit den Fortsätzen tieferliegender Zellen des

embryonalen Bindegewebes anastomosieren. Da die Fibrillenschicht gewiß nicht zur Epidermis gehört, so kann kein Zweifel bestehen, daß sie ein Produkt der oberflächlichsten, dicht unter der Epidermis gelegenen Bindegewebszellen ist. In der That gehören die Fibrillen mit den ihnen anliegenden Bindegewebszellen ebenso innig zusammen, wie in der Muskellamelle die Muskelfibrillen mit den kernhaltigen Resten unveränderten Protoplasmas. Die Fibrillen der Cutis sind ebenso ein Stoffwechselprodukt der Bindegewebszellen wie die Fibrillen der Muskellamelle ein Stoffwechselprodukt der Muskelzellen" (Rabl).

Wie es zellenhaltige Cuticularbildungen giebt (Tunicatenmantel), so giebt es auch dauernd zellenfreie Bindesubstanzen („feste Intercellularsubstanzen" nach v. Kölliker), die auch v. Kölliker „durch Abscheidungen von Protoblasten, ähnlich den Cuticularbildungen" entstehen läßt. (Die Energiden von Sachs im Lichte der Gewebelehre der Tiere, Verh. d. Physik.-med. Ges. zu Würzburg, N. F. Bd. 21., No. 5, 1897.) Das interessanteste hierhergehörige Beispiel liefern unstreitig die Chordascheiden von Myxinoiden (Ammocoetes), welche nach den eingehenden Untersuchungen v. Ebner's ein gänzlich zellenfreies Produkt der Chordaepithelzellen darstellen und aus 3 Lagen typischen, fibrillären Bindegewebes bestehen, dessen komplizierte Struktur in vieler Hinsicht an manche Chitinbildungen erinnert, vor allem in dem Punkte, daß auch hier wieder die Fibrillen benachbarter Schichten sich in der regelmäßigsten Weise überkreuzen. Es zeigt dieser Fall ganz deutlich, daß wie in einer echten Cuticularbildung komplizierte funktionelle Strukturen in einer dicken Bindegewebshaut zustande kommen können, ohne daß für deren Ausbildung **eingeschlossene** Zellen maßgebend zu sein brauchen, ein Umstand, auf den ich aus noch zu erwähnenden Gründen besonderes Gewicht legen möchte.

Den zellenlosen Bindesubstanzen ist auch noch die sogenannte osteoide Substanz zuzurechnen, die nach v. Kölliker's Untersuchungen das Skelett der Stachelflosser und vieler Weichflosser unter den Fischen bildet. Auf der anderen Seite lehren auch wieder die Flügeldecken von Cybister Owas, wie Gebilde, deren feinere Struktur bis in die Einzelheiten den Havers'schen Lamellensystemen des Wirbeltierknochens gleicht, als typische Cuticularbildungen ohne jede Mitbeteiligung interstitieller Zellen entstehen können. Selbstverständlich ist nun zwischen zellenloser Binde-

substanz und zellenführendem Bindegewebe ein prinzipieller Unterschied nicht zu machen. Beide unterscheiden sich nur dadurch voneinander, daß im ersteren Falle das fibrillär differenzierte Zellprodukt ganz wie bei echten Cuticularbildungen nur einseitig abgeschieden wird, während beim Bindegewebe die kollagenen Fibrillen als Intercellularsubstanz, bezw. als Hülle der einzelnen Zelle erscheinen.

III. Die Entstehung und physiologische Bedeutung der Zellhüllen.

Von dem hier vertretenen Standpunkte aus betrachtet, erscheinen sämtliche Skelett- und Stützsubstanzen pflanzlicher und tierischer Organismen als zusammengehörige Zellprodukte, welche trotz aller Verschiedenheiten in Bezug auf die chemische Zusammensetzung und die formale Ausgestaltung doch darin übereinstimmen, daß, wenn es die mechanische Beanspruchung, in deren Dienste sich alle hierher gehörigen Bildungen entwickelt haben, erfordert, gleiche oder doch ähnliche Strukturen in ganz verschiedenem Materiale ausgeprägt erscheinen können. Da nun, wie namentlich die echten Cuticularbildungen (Chitinskelette und Molluskenschalen) zeigen, eine irgendwie bestimmte Anordnung der Bildungszellen für die schließliche Anordnung der Strukturelemente nicht maßgebend ist, so bleibt die physiologisch interessante Frage zu erörtern, welche Faktoren wohl für die oft höchstentwickelten Strukturen verantwortlich zu machen sind. In meiner Arbeit über die Bedeutung von Krystallisationsprozessen u. s. w. (Zeitschr. f. allgem. Physiologie, Bd. 1, 1902) habe ich die Ansicht zu begründen versucht, daß es sich bei der Bildung der Molluskenschalen um specifisch verschiedene vom Mantelepithel gelieferte Sekrete handelt, in welchen später Krystallisationsprezesse bei der Formung und Anordnung der Strukturelemente die wichtigste Rolle spielen. Ich wurde zu dieser Meinung hauptsächlich durch die Beobachtung geführt, daß vielfach ganz ähnliche Kalkgebilde sich aus rein anorganischen Lösungen gewinnen lassen, und wer etwa einmal eine solche künstliche Prismenmosaik gesehen und mit einem Flächenschliff durch die „Säulenschicht“ einer Lamellobranchierschale verglichen hat, wird gewiß nicht zweifeln, daß auch hier bei der normalen Entstehung Krystallisationsvorgängen eine ganz wesentliche Rolle zufällt. Die Schwierigkeiten wachsen aber sofort ganz außerordentlich, wenn man den Versuch macht, in

ähnlicher Weise auch die Bildung der ungleich komplizierteren Gastropodengehäuse zu deuten, und ich stehe nach wie vor auf dem Standpunkt, daß wir in diesem Falle der Annahme eines irgendwie gestaltenden Einflusses der lebendigen Zellen nicht entraten können. Ich werde darin noch wesentlich bestärkt durch die Untersuchung ganz junger, kaum 2 mm langer Schälchen von Natica, die ich der Freuudlichkeit von H. Prof. P. MEYER in Neapel verdanke. Die sehr dünne, völlig durchsichtige Kalkmasse derselben ließ, sozusagen im Grundriß vorgezeichnet, schon ganz deutlich die regelmäßige Blätterstruktur der ausgewachsenen Schale erkennen, wiewohl nur eine einzige Schicht von Blättchen angelegt war. Die äußerst zarte Kalklamelle erschien bereits gegliedert in Reihen von schmalen, abwechselnd dunkleren und helleren Bändern, welche sich auch im polarisierten Lichte schon als optisch verschieden erwiesen.

Noch viel bedeutungsvoller scheint mir das zu sein, was A. APPELLÖF (25) über die Bildungsweise der Sepia-Schulpe mitteilt. Bekanntlich zeigt dieselbe im Quer- oder Längsschnitt einen deutlich geschichteten Bau, wobei die lufterfüllten Zwischenräume zwischen je 2 Lamellen von senkrechten Pfeilerchen durchzogen werden, die, wie ein Horizontalschliff lehrt, eigentlich dünne, vielfach geschlängelte und geschichtete Kalkplättchen darstellen, die stets rechtwinklig zu den Lamellen stehen. Ursprünglich sind die Zwischenräume der Kalkpfeilerchen von einer zusammenhängenden, geschichteten Chitinmasse erfüllt, die, wie der Pfeiler selbst, von dem Epithel des Schalensackes ausgeschieden wird. Dieses zeigt nun nach APPELLÖF zur Zeit der Bildung einer solchen je 2 Lamellen trennenden Schicht zwei merklich verschiedene Zellformen. Unter den Pfeilern sind die Zellen niedriger und breiter, mit abgerundeten Kernen; die Zellen dagegen, welche das zwischenliegende weiche Chitin absondern, sind höher und schmaler, mit länglichen Kernen und hängen mit der abgesonderten Substanz zusammen, wenn auch die Verbindung keine sehr feste ist. Die Zellen unter den (verkalkten) Pfeilern dagegen hängen niemals mit den abgesonderten Pfeilern zusammen. Von der Fläche betrachtet, zeigt das Epithel scharf markierte, geschlängelte, helle Streifen, die in der Form völlig den Pfeilern entsprechen. Von den in diesen Streifen gelegenen Zellen werden die Pfeiler gebildet. Das helle Aussehen hängt davon ab, daß die Zellen hier niedriger sind als die zwischenliegenden, welche das weiche Chitin bilden.

Wir sehen also hier in klarster Weise die Form

von Kalkgebilden durch eine bestimmte Anordnung von absondernden Zellen sozusagen vorgezeichnet; es handelt sich um ein typisches Beispiel von „Sekretionskomplexen“ im Sinne von STEMPELL.

Will man sich nun den gestaltenden Einfluß der Bildungszellen auf ein solches „geformtes Sekret“ einigermaßen klar machen, so wird dies am besten dadurch geschehen können, daß man sich an Fälle wendet, wo Zellhüllen von verhältnismäßig einfacher Struktur aus einem möglichst einheitlichem Material aufgebaut werden, wie es beispielsweise von pflanzlichen Zellmembranen gilt, deren Entstehung zudem schon ziemlich eingehend untersucht wurde.

Die Bildung der pflanzlichen Zellhaut ist zu verschiedenen Zeiten sehr verschieden aufgefasst worden. Die älteren Anatomen, vor allem H. v. MOHL, begnügten sich mit der allgemeinen Angabe, daß das Cytoplasma die Celluloseteilchen in nicht näher bekannter Weise an der Außenfläche ausscheidet. Dagegen stellte PRINGSHEIM 1854 die Ansicht auf, daß die peripherische Schicht des Plasmas, die „Hautschicht“, sich direkt in Cellulose umwandelt, während nach HOFMEISTER (26) wieder „die Substanz der neu sich bildenden festen Zellmembran aus dem Protoplasma, in welchem sie zwar enthalten war, in keinem andern Aggregatzustande ausgeschieden werden kann als in dem einer Flüssigkeit“, welche außerhalb der Hautschicht als „eine Schicht aus neuem, von dem der bleibenden Hautschicht verschiedenen Stoffe in die Erscheinung tritt“. PRINGSHEIM's Ansicht, die anfangs ziemlich unbeachtet blieb, wurde später von verschiedenen Forschern, vor allem SCHMITZ und STRASBURGER, wieder verteidigt. Diese beiden Autoren äußerten sich bestimmter dahin, daß gewisse geformte Bestandteile des Plasmas (Mikrosomen), die eiweisshaltig sein sollen, durch Verschmelzung oder Spaltung cellulosebildend auftreten. Nach SCHMITZ handelt es sich bei der Bildung der jüngsten Membranlamelle um eine Metamorphose der äussersten Plasmaschicht und nicht um ein Ausscheidungsprodukt des Plasmas.

„Die pflanzliche Zellmembran ist zunächst nicht das Produkt einer Sekretion, sondern sie entsteht durch einfache Substanzmetamorphose aus dem Protoplasma, durch direkte Umwandlung des letzteren“ (SCHMITZ).

Von ganz besonderem Interesse in Bezug auf die Frage nach der Entstehung der pflanzlichen Zellhaut ist die Bildungsweise der so verschiedenartig gestalteten Verdickungsschichten. Schon 1855 gab CRÜGER an, daß den Verdickungen

an der Zellwand gleich gerichtete konstante Wandströme entsprechen (Bot. Ztg., 1855, Taf. VII); auch Dippel (Abh. d. Naturforsch. Ges. zu Halle, Bd. 10, 1867) findet, daß der Plasmaschlauch beim ersten Sichtbarwerden spiraliger oder netzförmiger Verdickungsleisten an der Zellwand aufs deutlichste eine Zeichnung zeigte, die diesen Verdickungsleisten entspricht und die von zarten Plasmaströmchen gebildet werden soll. Schmitz fand wie Crüger in den Zellen der Wurzelhülle von Orchideen-Luftwurzeln beim ersten Sichtbarwerden der Verdickungsfasern an dem etwas kontrahierten Plasmaschlauch die äußerste Schicht ganz so gezeichnet, wie die Membran selbst (Sitz.-Ber. d. Niederrhein. Ges. f. Natur- und Heilkunde zu Bonn, 1880). Auch Strasburger (Bau und Wachstum der Zellhäute, Jena, 1882) konnte in Gefäßen von Bryonia dioica und Impatiens glandulosa zeigen, daß, sobald Spuren von Verdickung an der Wand sichtbar sind, auch die Mikrosomen im Primordialschlauch eine der Form der Verdickungsschichten durchaus entsprechende Anordnung erkennen lassen (l. c. Taf. II, Fig. 37). Ebenso beobachtete er an den spiralig verdickten Zellen von Sphagnumblättern Verdickungen des Plasmaschlauches an jenen Stellen, wo später die Leisten entstehen. An der Zellwand ist zur selben Zeit noch nichts von einer entsprechenden Verdickung zu sehen. Sie zeigt sich erst später in Form einer zarten, dünnen Leiste. Ein sehr instruktives Objekt für die Demonstration der Beziehungen, welche zwischen den Mikrosomen und der Erzeugung membranbildender Stoffe bestehen, liefern nach Strasburger (Pringsheim's Jahrb., Bd. 31) auch die Tracheïden der Kiefer. Ihr plasmatischer Wandbelag weist nämlich die Mikrosomen in aufsteigenden Schraubenlinien angeordnet, ganz übereinstimmend mit dem Verlauf der spiraligen Streifung, welche die fertige Zellhaut bietet. Strasbureer konnte in der Hauptsache die Angaben von Dippel bestätigen, nur fand er die Mikrosomenstreifen nicht mit den Verdickungsbändern der Wand zusammenfallend, sondern zwischen denselben gelegen. Er erklärt dies durch die Annahme, daß an den Orten der Wandverdickung ein besonders starker Verbrauch von Mikrosomen erfolge.

Man sieht leicht, daß man in allen derartigen Fällen ebensowohl von einer Absonderung der Cellulosehaut reden könnte, wie von einer Umwandlung der peripheren Plasmaschicht; denn es steht nichts im Wege, jene Mikrosomen als Ausscheidungsprodukte zu be-

trachten. Man kommt hier eben wieder auf die Unbestimmtheit der Begriffe „Umwandlung“ und „Ausscheidung“ zurück, die schon Waldeyer und neuerdings wieder Tischler (Die Bildung der Cellulose, Biol. Cbl., 1901, p. 248) hervorhoben. Eine scharfe Grenze ist jedenfalls nicht zu ziehen, wenn das morphologisch und chemißch differenzierte Produkt des Plasmas mit diesem dauernd oder doch zeitweise in inniger Verbindung bleibt, und dies findet thatsächlich bei der Bildung der Cellulosehäute und wahrscheinlich aller Zellhüllen in einem gewissen Entwickelungsstadium statt. Dafür sind vor allem die Versuche von Klebs über Zellhautbildung an nackten Plasmaballen von Vaucheria beweisend. Die ersten Anfänge derselben lassen sich am besten an dem aus einem geöffneten Schlauch hervorquellenden plasmatischen Inhalt verfolgen. Das Plasma schwillt unter Wasseraufnahme an und ist in lebhafter Bewegung begriffen; in der peripheren Schicht sammeln sich Körnchen (Mikrosomen) an und hier beginnt nun auch die Bildung einer neuen Zellhaut, wie sich besonders bei Anwendung von Kongorot, welches junge Cellulose leuchtend rot färbt, erkennen läßt. Die Bildung der Cellulose erfolgt nicht immer ganz gleichmäßig, sondern nicht selten als ein zart rosiger Anflug an einer Stelle oder gleichzeitig an mehreren, die nach und nach sich vergrößern und verschmelzen. An diesen roten Flecken läßt sich nun in diesem Stadium keine Trennung von Zellhaut und Plasma durch Reagentien bewirken. Selbst wenn schon ringsum eine rote Schicht sich gebildet hat, ist der Zusammeuhang mit dem Plasma noch ein sehr inniger (Klebs). Von großem Interesse sind auch Fälle, wo in beiderseits geöffneten Vaucheria-Schläuchen durch Auseinanderweichen zwei Plasmaballen entstanden sind, die nur noch durch schmale Plasmastränge in Verbindung stehen. Bei beiden oft sehr ungleichen Teilstöcken geht dann die Zellhautbildung vor sich, zugleich bildet aber auch das Mittelstück Zellwandmasse entweder so, daß noch etwas Plasma übrig bleibt, oder daß das ganze Plasmastück völlig in Zellhaut umgewandelt wird (Klebs). Ueber die feinere Struktur der neu angelegten Zellhaut verdanken wir E. Zacharias einige Angaben. Er beobachtete an Rhizoiden von Chara foetida die Entstehung der Wandverdickungen Schritt für Schritt am lebenden Objekte. Die Bildung derselben beginnt stets mit dem Auftreten kleiner Körnchen (Mikrosomen). Aus diesen werden dann Stäbchen, die breiter und länger werden, um sich endlich zu einer zusammenhängenden Membranschicht zu vereinigen. Zwischen den Stäbchen erkennt man in ge-

wissen Stadien Plasmafortsätze. Mit Kongorot färben sich die einzelnen Stäbchen intensiv rot, mit Chlorzinkjod blau, in Kupferoxydammonik treten sie ungemein scharf hervor. Millon's Reagens färbt sie auch in den frühesten Entwickelungsstadien einer Verdickungsschicht nicht. Zu einer bestimmten Zeit bestand also hier die Verdickungsschicht in ihrer ganzen Mächtigkeit aus Stäbchen, welche Cellulosereaktion zeigten und sich aus kleinen Körnchen entwickelten, deren chemische Natur sich nicht näher feststellen ließ. Doch hält es Zacharias für sehr wahrscheinlich, daß auch sie wie die daraus hervorgehenden Stäbchen aus Cellulose bestanden. Durchaus unwahrscheinlich erscheint ihm die Annahme, daß zuerst Eiweißkörnchen vorhanden sind, die sich plötzlich in Cellulose verwandeln, um dann erst in der geschilderteu Weise zu wachsen, während die Annahme, daß in das periphere Plasma eingewanderte oder dort entstandene Celluloseteilchen zunächst zu einem kleinen Körnchen zusammentreten, welches sich dann durch weiteres Hinzutreten von Celluloseteilchen vergrößert, den Beobachtungen Rechnung trägt (Zacharias).

Man wird bei dieser Darstellung fast unwillkürlich an das Entstehen und die Lagerung specifischer organischer Sekretbestandteile in vielen tierischen Drüsenzellen erinnert, wie beispielsweise die Granula der Pankreas- und Speicheldrüsenzellen.

Faßt man alles zusammen, so kann man sagen, daß *die Cellulosehüllen der Pflanzenzellen ein Differenzierunsprodukt des Protoplasmas darstellen, dessen specielle Strukturen unmittelbar durch dieses bedingt werden.* Ob man dann von einem *geformten Sekret* sprechen will oder von einer *Umwandlung* der peripherischen Plasmaschicht, erscheint ziemlich unwesentlich und zum Teil auch willkürlich.

Die vielfachen Analogieen zwischen pflanzlichen Zellmembranen und tierischen Chitinbildungen legen die Vermutung nahe, daß auch die Art der Entstehung in beiden Fällen im wesentlichen übereinstimmen dürfte. Leider sind unsere Kenntnisse bezüglich der feineren histologischen Vorgänge bei der Chitinbildung noch äußerst beschränkt, was zum Teil auf der Schwierigkeit der Beschaffung geeigneten Materiales, andererseits aber auch darauf beruhen dürfte, daß ähnlich scharfe mikrochemische Farbenreaktionen, wie auf Cellulose, für Chitin bis jetzt nicht bekannt sind.

Auch hier begegnet uns wieder dieselbe Streitfrage, ob das Chitin als *Sekret* oder als *Umwandlungsprodukt* des Protoplasmas aufzufassen ist. Wenn ich den Eindruck, den ich beim Studium der

einschlägigen Arbeiten erhalten habe, richtig wiedergebe, so würde ich sagen, daß die Mehrzahl der Autoren geneigt ist, das Chitin ganz allgemein als eine Ausscheidung epithelialer Zellen (ber „chitinogenen" Zellen) anzusehen und daß nur wenige sich der Meinung zuneigen, es handle sich bei der Entstehung der Chitingebilde um eine direkte Metamorphose des Plasmas der Chitinogenzellen. Hier wäre vor allem HUXLEY zu nennen, welcher den Chitinpanzer des Krebses durch eine chemische Metamorphose der oberflächlichen Zone der Zellkörper entstehen läßt. Neuerdings hat sich ihm insbesondere TYCHO TULLBERG (15) angeschlossen. Man hat sich, wie mir scheint, die Schwierigkeiten nicht hinreichend klar gemacht, welche sich unter der Voraussetzung einer Sekretion zunächst ungeformter, homogener, offenbar als weiche plastische Masse gedachter Chitinsubstanz, der Erklärung der Chitinstrukturen entgegenstellen; freilich waren diese nur zum allergeringsten Teil bekannt oder doch nicht hinlänglich gewürdigt. Im allgemeinen war die Meinung vorherrschend, es handle sich bei dickeren, geschichteten Chitinhäuten um mehr oder weniger zahlreich übereinandergelagerte homogene Lamellen, welche von feinen „Porenkanälchen" senkrecht durchbohrt werden, deren Entstehung schon LEYDIG darauf zurückführte, daß die Chitinogenzellen in Härchen auswachsen, wie die Flimmerzellen und daß die sich absetzende Cuticularsubstanz (das Chitin) nur zwischen den Härchen Platz finden und diese umschließen sollte. M. BRAUN fand diese Ansicht LEYDIG's bei seinen Untersuchungen über den Häutungsprozeß des Flußkrebses vollkommen bestätigt. Er sah an dem wachsenden jungen Panzer auf dem ganzen Saum der Chitinogenzellen fadenförmige Fortsätze, welche sehr dicht gedrängt standen und um die sich nun die neue Chitinsubstanz ablagert. Später gehen, wie er meint, die Fortsätze zu grunde und erscheint der Panzer mit Ausnahme seiner obersten Lage siebförmig porös. Nach TULLBERG besteht das chitinogene Epithel beim eben gehäuteten Hummer aus langen cylindrischen Elementen, deren äußere Enden in ähnlicher Weise gestreift erscheinen, wie das darüberliegende Chitin. Jede Zelle teilt sich an ihrem oberen Ende in eine Anzahl von Fasern, und TULLBERG nimmt an, daß die (senkrecht durchbohrenden) Fasern des Chitins von diesen in den Zellen gebildeten ihren Ursprung nehmen. Da nun seiner Auffassung zufolge der Hummerpanzer lediglich aus solchen vertikal zur Fläche stehenden, durch eine homogene Zwischensubstanz verkitteten Fasern bestehen soll, so würde, da die Zwischensubstanz notwendig auch ein Produkt der Chitinogenzellen sein muß,

die ganze Chitinmasse als aus einer Metamorphose des Plasmas der Bildungszellen hervorgegangen zu betrachten sein. Dann wäre es auch erklärlich, warum diese Zellen so fest an der innersten Schicht des Panzers haften, was nach Tullberg schwer zu erklären wäre, wenn man annimmt, daß das Chitin nur ein Absonderungsprodukt der darunterliegenden Zellen ist. Da die Dicke des fertigen Chitinpanzers die Höhe dieser Zellen immer um ein Vielfaches übertrifft, so müsste zugleich angenommen werden, daß in dem Maße, wie die Zellen sich an ihrem oberen Ende metamorphosieren, von unten her eine Regeneration erfolgt, wie schon Huxley vermutete.

Es war Tullberg bei seinen Untersuchungen merkwürdigerweise gänzlich entgangen, daß im Chitin des Crustaceenpanzers neben den senkrecht durchbohrenden Fasern, welche die von ihm als „Querstreifung" bezeichnete Zeichnung des Querschnittes bedingen, auch eine Faserung in der Richtung der Fläche der einzelnen Schichten vorhanden ist. Er gibt sogar ausdrücklich an, daß er an durch Kochen mit Königswasser isolierten dünnen Lamellen von einer faserigen Struktur derselben, die schon Nathusius-Königsborn richtig erkannt hatte, „keine Spur habe erkennen können". Er war daher auch geneigt, das geschichtete Aussehen, welches die Querschnitte zeigen, größtenteils auf die wellenförmigen Biegungen der vertikalen Fasern (Porenkanälchen der anderen Autoren) zu beziehen.

Man sieht leicht, daß diese bei dem Käferchitin so außerordentlich entwickelte horizontale Gliederung der fraglichen Herleitung der betreffenden Strukturen aus einer direkten Metamorphose des Protoplasmas der Bildungszellen sofort viel größere Schwierigkeiten bereitet. Gleichwohl wird man sie aber meiner Meinung nach nicht umgehen können. Denn man wird noch immer die lebendige Substanz für jene Strukturen lieber verantwortlich machen wollen, als annehmen, daß dieselben „durch ein sekundäres Zerfallen des ursprünglich als weiche homogene Masse ausgeschwitzten Chitins" entstehen, eine Erklärung, die nach v. Kölliker „für alle Fasern in Cuticularbildungen Anwendung finden möchte".

Eine Auffassung wie die eben angeführte, die, wie wir sehen werden, auch für gewisse Bindegewebsstrukturen noch in neuerer Zeit vertreten wird, ließe sich nur unter gewissen Voraussetzungen halten, wonach der ausgeschiedenen „homogenen" Substanz Eigenschaften zukommen, die sie nicht wesentlich vom Plasma selbst verschieden erscheinen lassen. Ehe aber auf diesen

Punkt näher eingegangen wird, sollen zunächst noch einige neuere Arbeiten Erwähnung finden, die für die Frage der Chitinentstehung von Bedeutung sind.

Da ist zunächst einer aus jüngster Zeit (1902) stammenden Mitteilung von NILS HOLMGREN zu gedenken (Anatom. Anzeiger, Bd. 21, 1902, No. 14), derzufolge „alle vertikal gestreiften Chitinbildungen, einschichtige wie mehrschichtige (wenigstens bei den Insekten), morphologisch und phylogenetisch nichts als starre chitinisierte und verklebte Flimmerhaare sind". Man sieht, daß sich diese Ansicht eng an die von LEYDIG, BRAUN und TULLBERG vertretene Auffassung anlehnt, wobei nur die vertikale Gliederung der Chitinschichten in Betracht gezogen wird. Schon vorher (Anatom. Anzeiger, Bd. 20, 1902, p. 480) hatte NILS HOLMGREN zu zeigen versucht, daß die Chitinbildung entweder in der Weise vor sich geht, „daß die Filarsubstanz des Zellkörpers distalwärts chitinisiert und Chitinsäulen bildet, die die kräftige Chitinschicht konstituieren", oder indem die äußerste Plasmaschicht in toto chitinisiert.

Für die Analogie mit dem Ciliarsaum von Flimmerzellen scheint HOLMGREN hauptsächlich der Umstand zu sprechen, daß die Cuticula der Darmepithelien von Chironomuslarven auf dünnen Schnitten eine Gliederung in feine „Chitinsäulchen" erkennen läßt, die sich intracellular in Plasmafibrillen des Zellkörpers fortsetzen und an deren Basis je ein dunkles Körnchen oder Stäbchen liegt. Diese Stäbchen färben sich mit Kongorot, sind ziemlich stark lichtbrechend und werden „durch ein mehr oder weniger chitinisches Sekret verklebt. Es wird also der Stäbchensamen aus den basal gelegenen Körperchen gebildet" (HOLMGREN).

Es läßt sich nicht verkennen, daß diese Vorgänge lebhaft an die Schilderung der Cellulosebildung an den Rhizoiden von Chara erinnern. Ob es sich dabei um mehr als eine äußerliche Aehnlichkeit handelt, muß freilich zunächst unentschieden bleiben.

Wenn ich noch erwähne, daß nach KORSCHELT auch bei der Bildung der Eistrahlen von Nepa eine direkte Umwandlung von Plasma in Chitin erfolgt und daß, wie GROSS angibt, das Chorion bei der Feuerwanze (Pyrrhocoris aptera) durch Umwandlung des gesamten Plasmas der Follikelepithelzellen in Chitin entsteht, so habe ich wohl alle Thatsachen angeführt, die sich zur Zeit zu Gunsten der von HUXLEY zuerst vertretenen Auffassung der Chitinbildung geltend machen lassen. Leider liegen, soviel mir bekannt wurde, Untersuchungen über die Entstehung der

Chitinschichten in Fällen, die in Bezug auf die angeregten Fragen bei weitem die wichtigsten wären, wie z. B. über die Entwickelung des Exoskelettes in der Puppe von Lucanus cervus oder Oryctes nasicornis bis jetzt nicht vor. Ich habe mir viel Mühe gegeben, geeignetes Material aufzubringen, leider ohne Erfolg. Die wenigen Puppen vom Hirsch- und Nashornkäfer, die ich erhielt, waren schlecht konserviert und befanden sich auch nicht in dem geeigneten Entwickelungsstadium. Daß die Gliederung des Chitinpanzers der genannten Käfer in übereinandergeschichtete Lamellen von regelmäßig abwechselndem Bau nicht durch eine nachträgliche Differenzierung innerhalb eines sozusagen indifferenten, formlosen Sekretes durch Druck- oder Zugkräfte irgendwelcher Art erfolgen kann, scheint mir fast selbstverständlich, wenn man alle in der vorliegenden Abhandlung angeführten Thatsachen mit berücksichtigt und ich glaube nicht, daß es nötig ist, die Gründe noch spezieller zu erörtern. Der Begriff „Sekret“ in seiner gewöhnlichen Bedeutung scheint von vornherein das Vorhandensein einer komplizierten, bleibenden Struktur auszuschließen, und wenn wir nun eine solche wie in gewissen Chitinbildungen und in Molluskenschalen thatsächlich vorfinden, so läßt sich das nur unter der Voraussetzung erklären, daß innerhalb des zunächst noch formlosen, nach außen abgesonderten Sekretes gestaltende Kräfte wirksam werden, deren Natur uud Wirkungsweise aufzuklären bleibt. Für die anorganischen Ablagerungen in den Molluskenschalen darf eine wesentliche Mitwirkung von Krystallisationsprozessen als bewiesen gelten, wenngleich dadurch allein kaum ein einziger, geschweige denn alle Fälle wirklich vollständig erklärt werden können. Sieht man nun aber ganz ähnliche Strukturen, wie bei den kalkigen Schalen der Mollusken, in rein organischer Substanz ausgeprägt, wie es bei dem Chitin der Arthropoden der Fall ist, so bleibt, wenn man im Sinne von Kölliker und wohl der meisten heutigen Zoologen an ein ursprünglich ungeformtes, homogenes Sekret denkt, keine andere Möglichkeit der Erklärung, als entweder die Annahme einer nachträglichen Differenzierung durch äußere Kräfte oder aber die schon oben angedeutete Voraussetzung, daß die an der Zelloberfläche differenzierte Bildungsmasse (Blastem) schon selbst die entsprechende Struktur gleich von Anbeginn zeigt oder in der Folge aus inneren Ursachen annimmt. In diesem Falle wird man sie dann aber wenigstens bei ihrem ersten Auftreten noch als integrierenden Bestandteil des Plasmakörpers selbst anzusehen haben

und nicht eigentlich als ein Sekret im herkömmlichen Sinne, sondern als eine „Differenzierung“ des Zellkörpers bezeichnen müssen.

Das, was man über die Entstehungsweise der pflanzlicheu Cellulosemembran weiß, scheint durchaus, zu Gunsten der letzterwähnten Anschauung zu sprechen.

Man könnte hier vielleicht dagegen einwenden, daß es, wie Bütschli gezeigt hat, gelingt, kreuzstreifige Strukturen in colloiden Substanzen auch künstlich zu erzeugen. Zieht man aus etwa 50 Proc. geschmolzener Gelatinegallerte dünne Fäden mit einem Glasstab, behandelt dieselben einige Zeit mit Alkohol und dehnt sie dann zwischen 2 Nadeln aus, so bemerkt man oft, daß eine mittlere Strecke ganz kreideweiß und undurchsichtig wird, dasselbe geschieht auch bei solchen Fäden, die einige Zeit an der Luft eingetrocknet waren und dann gedehnt werden. Bei mikroskopischer Untersuchung der weißen Stellen an deren äußerster Grenze erwies sich nun die Substanz des Fadens sehr regelmäßig „gekreuztstreifig“, in einer Weise, welche, wie Bütschli bemerkt, sehr lebhaft an die schiefe Kreuzstreifung gewisser pflanzlicher Zellmembranen (Bastfasern) erinnert. Bei stärkerer Vergrößerung ergab sich, daß die Streifung der Gelatinefäden auf der regelmäßigen Anordnung feiner Wabenräume in zwei schief sich kreuzenden Richtungen beruht. „Eine einfache Schicht aus gleichgroßen, im Querschnitt hexagonalen Waben muß 3 sich unter Winkeln von 60° schneidende Streifensysteme von in geraden Linien gereihten Waben zeigen, die aber naturgemäß wenig auffallen. Wird aber in der Richtung einer der 3 Wabenreihen ein Zug auf das Wabenwerk ausgeübt, so daß sich die 6-eckigen Waben in dieser Richtung verlängern, dann treten die beiden sich schief mit der Zugrichtung kreuzenden Streifensysteme sehr scharf hervor.“ Davon kann man sich nach Bütschli leicht eine Anschauung verschaffen, wenn man auf einen Kautschukschlauch ein solches Wabensystem so aufzeichnet, daß eine der Wabenreihen mit der Längsrichtung des Schlauches zusammenfällt und den Schlauch dann auf das 2- bis 3-fache der ursprünglichen Länge dehnt. Auch an Streifen von feinem Tüll mit hexagonalen Maschen kann man sich diese Veränderungen klar machen.

Ich verkenne das Bestechende, welches derartigen Beobachtungen innewohnt und sie anscheinend zu Gunsten einer sozusagen grob mechanischen Auffassung organischer Strukturen sprechen läßt, durchaus nicht, halte es aber doch für bedenklich, darin für's erste mehr

zu sehen, als eine bloße äußerliche Aehnlichkeit, der keineswegs auch wirkliche Identität der Struktur zu entsprechen braucht. Schreibt man, wie ich es auf Grund meiner Erfahrungen zu thun geneigt bin, den kreuzstreifigen Bastfasern nicht eine wabige, sondern eine fibrilläre Struktur zu, und handelt es sich vor allem um eine verschiedene Lage der Streifen in verschiedenen Schichten der Zellwand, so verliert die erwähnte Analogie sofort alle Anschaulichkeit.

Wenden wir uns nun von der Phytotomie, wo, wie schon v. EBNER sagt, seit NAEGELI die Annahme selbständiger Fasern in der Zellhaut verpönt ist, zur Betrachtung solcher Beispiele fibrillärer Zellprodukte, wo bisher die Annahme einer solchen Struktur unbestritten geblieben ist. Hier ist in erster Linie das fibrilläre Bindegewebe der Wirbeltiere zu nennen, dessen Genese freilich noch immer ein recht dunkles Gebiet histogenetischer Forschung bildet, für uns aber gerade wegen der vielfachen Analogien mit dem Chitin von besonderer Bedeutung erscheint. Wollen wir über die Entstehungsweise der Chitinstrukturen einigermaßen begründete Vermutungen äußern, so kann dies nicht geschehen, ohne das mit zu berücksichtigen, was bisher über die Histogenese der Bindesubstanzen bekannt geworden ist.

Noch heute ist die Frage lebhaft umstritten, ob die leimgebenden Fibrillen in oder außerhalb von Zellen (cellular oder intracellular) entstehen. Nachdem sich gegen die Ansicht von SCHWANN, daß in die Länge auswachsende Zellen sich in Fibrillenbündel zerklüften, zunächst HENLE ausgesprochen hatte, fand des letzteren Angabe, daß eine anfangs gleichförmige Substanz (Intercellularsubstanz) später in die Fibrillen zerfalle, immer mehr Eingang (vergl. die ausführliche Litteraturbesprechung von SPULER in den Anatom. Heften, 1897, I. Abt.), und erst in neuerer Zeit sind gegenteilige Angaben gemacht worden. Besonders entschieden ist W. FLEMMING für die cellulare Entstehung der leimgebenden Fibrillen eingetreten. Er fand an den sehr großen Bindegewebszellen des parietalen Bauchfells von Salamanderlarven eine feine, oberflächlich gelegene Streifung des Zellkörpers und der Fortsätze, „die ohne Zweifel der Anlage der collagenen Fibrillen entspricht“. An Zellen, die in mitotischer Teilung standen, konnte er mit voller Sicherheit sehen, daß diese Streifung in der Zellsubstanz lag. Zu gleicher Ansicht gelangten auch REINKE (Zellstudien, Arch. f. mikr. Anat., Bd. 43, 1894, p. 384), WALDEYER (Sitz.-Ber. d. Berliner Akad., 1895, No. 34, 35) und endlich

SPULER (l. c.). Dieser untersuchte die Nabelschnur sowie verschiedene Partien des Körperbindegewebes von Säugetieren. Er findet wie FLEMMING in den Zellkörpern Streifungen, teils sehr zarte, die aus Körnchenreihen zu bestehen scheinen, aber weiterhin mit deutlichen Fäserchen zusammenhängen, teils parallele oder netzförmige Fibrillenzüge und deutet seine Befunde dahin, „daß die Fibrillen im Plasma der Zellen gebildet und dann frei werden, indem dieses sich von ihnen zurückzieht".

Nach REINKE (Allgem. Anat., p. 281) würden die embryonalen Bindegewebszellen zunächst ein zweidimensionales Protoplasmanetz enthalten (FLEMMING's „Mitom"), „welches die specifische Qualität hat, auf von außen erfolgenden Zug in der Richtung desselben collagene Fibrillen auszubilden".

Sehr beachtenswerte Gesichtspunkte für die Beurteilung der hier zu behandelnden Frage hat v. EBNER in einer Reihe von Arbeiten geliefert, durch welche die Möglichkeit einer inter- (bezw. extra-) cellularen Entstehung von Bindegewebsfibrillen wieder sehr in den Vordergrund gerückt wird. Er wies darauf hin, daß der Fibrillenverlauf in dem sich entwickelnden Bindegewebe durchaus nicht immer der Längsrichtung der Bildungszellen parallel ist, wie man wohl erwarten müßte, wenn die Fibrillen intracellular entstünden. Als besonders auffallendes Beispiel in dieser Hinsicht führt er die Entwickelung von Bindegewebsfibrillen an, welche senkrecht zur Längsrichtung der Bindegewebszellen stehen, wie jene des Zahnbeins. „Von den Osteoblasten gehen lange Fortsätze und kürzere in entgegengesetzter Richtung gegen die Pulpa ab. Die leimgebenden Fibrillen, welche von Odontoblasten zunächst als unverkalkte Faserlage gebildet werden, laufen aber alle parallel der Pulpaoberfläche, also senkrecht zur Richtung der Odontoblasten." Hier müssen also, so schließt v. EBNER, die Fibrillen in wesentlich anderer Weise entstehen, als die Verfechter der ausschließlich intracellularen Bildung derselben annehmen. Das Gleiche gilt offenbar auch für die Fibrillenlagen der Cutis niederer Wirbeltiere und vor allem von den fibrillären Chitinlamellen der Arthropoden. Es darf vielleicht darauf hingewiesen werden, daß auch bei anderen fibrillären Differenzierungen epithelialer Zellen dasselbe gilt und daß beispielsweise die Muskelepithelien der Actinien uns zeigen, wie kontraktile Fibrillen an der Basis der Zellen, und zwar rechtwinklig zur Längsachse derselben, ausgeschieden werden.

Von ganz besonderer Wichtigkeit scheinen mir aber für die in Rede stehenden Fragen die Beobachtungen v. EBNER's über die

Entwickelung der typisch fibrillär gebauten, aber selbst zellenfreien Chordascheiden zu sein, deren Aehnlichkeit mit geschichtetem Chitin schon erwähnt wurde. Aus den Messungen v. EBNER's ergiebt sich, daß die Faserscheide bei Ammocoetes zur Zeit, wo bereits alle 3 Schichten bis zum Ende des Rumpfes reichen, sicher noch nicht die Hälfte jener Dicke hat, welche sie bei der Metamorphose nahen Tieren zeigt. Dieselbe ist nun als das Produkt des Chordaepithels anzusehen, „eines Lagers von polygonalen, sich dicht berührenden Zellen, welche niemals Aeste von faseriger Struktur aussenden oder selbst Fasern im Inneren differenzieren“.

Man wird daher notwendig zu der Ueberzeugung geführt, daß die Fibrillen in den äußeren Schichten der Faserscheide an Länge und Zahl zunehmen, zu einer Zeit, wo die äußere und mittlere außer jedem direkten Kontakt mit den Protoplasmakörpern der Chordaepithelzellen sind, von welchen die Schichten der Faserscheide ursprünglich gebildet werden (v. EBNER).

v. EBNER hält es daher für zweifellos, daß leimgebende Fibrillen auch außerhalb eines Protoplasmakörpers, und zwar in meßbarer Distanz von demselben, sich bilden können. „Eine genauere Vorstellung von dem histogenetischen Vorgang der Fibrillenbildung auf Grund direkter Beobachtung zu geben, ist nun freilich schwierig, und wir sind nach wie vor auf mehr spekulative Erörterungen angewiesen.“ v. EBNER ist der Meinung, „daß die leimgebenden Bindegewebsfibrillen aus leimgebender Substanz, welche zunächst als nicht fibrilläre colloidale Masse von den Zellen gebildet wird, unter dem Einfluß orientierter Zug- oder Druckspannung zu bestimmt geordneten Fibrillen wird“. Daß die Faserscheide in der That bei ihrem ersten Auftreten eine Art von homogenem Sekret der Chordaepithelzellen darstellt, scheint auch aus den Untersuchungen USSOW's über die Entwickelung der Chordascheiden bei Teleostiern hervorzugehen. Er sah, wie sich in dem noch undifferenzierten Epithel (Syncytium) Tropfen einer Substanz entwickeln, welche durch Zusammenfließen die anfänglich homogene Substanz der Faserscheide bilden. An den Stellen ihrer größten Entwickelung bemerkt man zunächst Vakuolen von elliptischer Form und regelmäßiger Anordnung, und erst später tritt eine Streifung als Ausdruck der fibrillären Struktur hervor. A. BERGEFELDT (Chordascheiden und Hypochorda bei Alytes obstetricans, Anatom. Hefte, MERKEL und

BONNET, I. Abt., Bd. 7, 1897), welcher die Entwickelung der Chordascheiden bei Alytes obstetricans untersuchte, findet den ersten Anfang der Faserscheide bei Larven von 7—9 mm Länge als schwächer brechende zunächst homogene Schicht unter der Elastica. An älteren Tieren (41 mm) mit schon entwickelten Vorderbeinen, wo die Faserscheide bereits die Breite von etwa einem roten Blutkörperchen erreicht hat, zeigt sie bei recht genauer Untersuchung eine außerordentlich zarte Zeichnung in Form von 2 sich etwa rechtwinklig kreuzenden Liniensystemen.

Ganz neuerdings ist auch J. SCHAFFER, welcher die Entwickelung der Fibrillen im Perichondrium der Flossenstrahlen von Ammocoetes untersuchte (27), zu ganz ähnlichen Anschauungen gelangt. Stellenweise bildet, wie er beschreibt, das Perichondrium auf große Strecken hin eine „zellenfreie, ziemlich dicke, wie cuticulare Masse, welche eine fibrilläre Streifung kaum erkennen läßt und der oberflächlich in größeren Distanzen platte Zellkörper aufliegen". „Das Ganze erinnert einigermaßen an einen senkrechten Durchschnitt durch ein zellenloses Knochenbälkchen mit den aufgelagerten Osteoblasten oder die Chordascheide in frühen Stadien, wo ihr noch ganz platte Bildungszellen aufsitzen", so daß man sich, wie SCHAFFER bemerkt, des Eindrucks nicht entschlagen kann, „daß auch hier die Fibrillen nicht aus dem Zellprotoplasma herausgesponnen werden, sondern erst in einer von den Zellen ausgeschiedenen Masse unter dem expansiven Wachstumsdrucke, der in der Peripherie des durch Intussusception an Dicke zunehmenden Knorpelstabes herrschen muß, gleichsam ausgeprägt werden".

Nach RETTERER (28) bestehen embryonale Sehnen zunächst aus einer homogenen kernhaltigen Plasmamasse. In einem etwas späteren Stadium beginnt unter reichlicher Kernteilung das ursprünglich gleichartige Plasma sich in zwei verschieden färbbare Partieen zu sondern, ein Netz stark färbbarer Substanz mit dichteren Anhäufungen rings um die Kerne („reticulum chromophile" RETTERER's) und eine die Maschen des Netzes erfüllende, kaum färbbare Substanz (Hyaloplasma). Fibrillen fehlen zu dieser Zeit noch vollkommen. Sie beginnen sich gegen Ende des Fötallebens, und zwar im Hyaloplasma, zu bilden. Man sieht in dieser bis dahin homogenen durchsichtigen Substanz eine Streifung auftreten, die durch parallele, etwas wellig verlaufende Fäserchen bedingt wird, die sich als typische collagene Fibrillen erweisen. Eine sozusagen vermittelnde Stellung zwischen der Lehre von der intra- und intercellularen Stellung der leimgebenden Fibrillen nimmt

auch C. HANSEN (29) ein. Er findet in den Intervertebralscheiben von Kalbsföten innerhalb einer weichen, „mucinösen“ Grundsubstanz Zellen, die in ihrem Plasmakörper reichlich feine wellige Bindegewebsfibrillen enthalten. Später umgeben sich die Zellen mit einem Hof von stärker lichtbrechendem Ektoplasma, welches schließlich allein an der Fibrillenbildung beteiligt ist. Schließlich lösen sich die Bindegewebsfibrillen von der „Mutterzelle“ ab und ordnen sich in der „Grundsubstanz“ zu Zügen und Bündeln, „indem eine fortwährende Umlagerung während des Wachstums vor sich geht“. Es kann auf diese Weise zu einer völligen Umwandlung einer Zelle in Fibrillen kommen, die dann noch in 2 oder mehreren Richtungen, wie von einem Centrum ausstrahlen, dem Orte der zu Grunde gegangenen Zelle. „Aber auch diese Anordnung verliert sich, und die Fibrillen und Fibrillenbündel schließen sich der sonst an der betreffenden Stelle des Gewebes herrschenden Richtung und Lagerung an.“ Aber nicht nur intracellulare Bildung von Bindegewebsfibrillen findet sich im Gewebe der Intervertebralscheiben, sondern auch extracellulare sowie Uebergänge zwischen beiden (HANSEN).

Mit großer Bestimmtheit hat sich noch in der neuesten Auflage seiner Gewebelehre (1889) v. KÖLLIKER gegen die intracellulare Entstehung der collagenen Fibrillen ausgesprochen. Nach ihm besteht das Bindegewebe ursprünglich „einzig und allein aus runden Zellen. Mit der Zeit und zwar sehr bald entwickelt sich zwischen diesen ein gleichartiger formloser Stoff, der anfänglich schleim- und eiweißreich ist, später jedoch nach und nach in noch nicht ermittelter Weise sich in leimgebende Substanz umwandelt. Während dies geschieht, zerfällt er zugleich in Fibrillen und wird so zur eigentlichen Fasersubstanz des Gewebes, in welcher dann später noch je nach den verschiedenen Gegenden bald mehr, bald weniger elastische Fasern sich entwickeln“ (v. KÖLLIKER).

Resumieren wir alle diese verschiedenartigen Angaben, so gewinnt man den Eindruck, daß collagene Fibrillen sowohl innerhalb wie außerhalb des eigentlichen Zellkörpers entstehen können, letzterenfalls als Differenzierungsprodukte einer Substanz, welche ihrerseits ebenfalls wieder als ein von den Bildungszellen ausgeschiedenes oder aus ihnen differenziertes Erzeugnis derselben anzusehen ist. Man sieht leicht, daß, wenn man die Fibrillenbildung in beiden Fällen als eine Wachstumserscheinung,

und daher als ein vitales Phänomen auffassen will, die Grenzen zwischen Zelle und Zellprodukt sich wesentlich verwischen, indem den Intercellular- resp. Cuticularsubstanzen dann notwendigerweise, wenigstens bei ihrem ersten Entstehen, Eigenschaften zugeschrieben werden müssen, die sonst nur für das lebendige Plasma als charakteristisch gelten.

Die oben erwähnten Resultate der Untersuchungen v. EBNER's über die Entwickelung der Chordascheide lassen nun thatsächlich kaum eine andere Deutung zu, als daß der von den Bildungszellen räumlich schon vollkommen getrennten, nach Art einer Cuticularschicht auflagernden fibrillenbildenden Substanz noch selbständiges Wachstum zukommt, daß es sich also sozusagen um ein „lebendiges Sekret“ handelt. Auch jeder einzelnen Fibrille schreibt v. EBNER die Fähigkeit zu, in die Länge zu wachsen, und zwar nicht in der Art eines Krystalles, sondern durch Intussusception, durch Aufnahme neuer Teilchen leimgebender Substanz zwischen die alten.

Für die Fibrillenbildung hält v. EBNER in Uebereinstimmung mit ROUX eine von außen her erzeugte Zugspannung für wesentlich, glaubt aber, daß es sich dabei nicht sowohl um einen aktiven durch jene beeinflußten Wachstumsprozeß handelt, sondern vielmehr um einen passiven Vorgang, eine rein mechanisch verursachte fibrilläre Zerspaltung einer ursprünglich homogenen Substanz.

Es würde demnach wohl die Bildung der leimgebenden Substanz, nicht aber ihre fibrilläre Differenzierung als eine rein cellulare, von den inneren Bildungskräften des Protoplasmas ausgehende Erscheinung anzusehen sein.

v. EBNER versuchte, dem Problem auch auf experimentellem Wege näher zu treten, und es gelang ihm, an Fäden colloidaler Substanzen (Hühnereiweiß, Schleim, Leim, Gummi) durch Erhärtung in Alkohol eine fibrilläre Differenzierung künstlich zu erzeugen. In der Mitte eines solchen Eiweißfadens „zeigt sich ein Bündel feiner paralleler Fibrillen, die durch ihr scharfes Aussehen und ihr Lichtbrechungsvermögen an die bekannten Fasern erinnern, welche man in Rippenknorpeln älterer Menschen in der Umgebung von Knorpelzellennestern findet“. Auch Schleimfäden zeigen unter gleichen Umständen eine „feinfaserige Beschaffenheit“ und sehen „einem Bündel von Bindegewebsfibrillen oft täuschend ähnlich“.

Gegen [die Beweiskraft dieser an sich sehr interessanten Versuche läßt sich dasselbe einwenden, was früher schon gelegentlich

der Besprechung der analogen Experimente von Bütschli erwähnt wurde. Bei aller Anerkennung des wichtigen und in vielen Fällen gewiß ausschlaggebenden Einflusses orientierter Zug- resp. Druckkräfte auf die Entwickelung und Anordnung der Fibrillen des Bindegewebes will es mir doch scheinen, daß gerade für die erste Entstehung der letzteren die „inneren Bildungskräfte des Protoplasmas“ nicht wohl entbehrt werden können. Die mechanischen Einwirkungen mögen als auslösende Reize eine Rolle spielen und für die Wachstumsrichtung der Fibrillen maßgebend sein, die Differenzierung derselben aber aus dem Plasma oder einem homogenen Plasmaprodukt bin ich geneigt, für einen vitalen Vorgang zu halten.

Die Gründe, welche mich in dieser Meinung hauptsächlich bestärken, sind vor allem durch die zum Teil sehr komplizierte Struktur mancher fibrillärer Plasmaprodukte gegeben; ich denke hier in erster Linie an die quergestreiften Muskelfasern, und auch v. Ebner waren die Schwierigkeiten, welche sich hier einer rein mechanischen Auffassung entgegenstellen, nicht entgangen (l. c. p. 230). Gleichwohl meint er, daß „bei der unverkennbaren Analogie, welche bezüglich der Doppelbrechung, der Spaltbarkeit und der Quellungserscheinungen zwischen der quergestreiften Substanz und den Geweben mit unzweifelhaft fibrillärer Struktur besteht, eine solche Annahme um so weniger von der Hand zu weisen ist, als die Erklärung der Anisotropie des Muskels durch krystallinische Molekülkomplexe . . . unhaltbar geworden ist“ (l. c. p. 230).

Darf man aus der Aehnlichkeit der Anordnung und der sonstigen Eigenschaften der Chitinfasern auch auf ähnliche Bedingungen der Entstehung schließen, so würde ich eine ganz wesentliche Stütze meiner Ansicht auch in den Strukturverhältnissen mancher Chitinhäute erblicken. Insbesondere möchte das gleiche Vorkommen einer Zellenzeichnung und fibrillärer Differenzierung in jeder Elementarschicht, wobei jede einzelne Fibrille außerdem noch der Länge nach in optisch differente Segmente geteilt erscheint, wie es früher von Chalconotus cupreus geschildert wurde, kaum anders zu verstehen sein, als wenn man annimmt, daß jede solche Chitinlamelle mit ihrer ganzen komplizierten Struktur in der obersten Plasmaschicht des Zellenlagers sozusagen schon vorgebildet wird und daher in ähnlicher Weise entsteht, wie es von den Verdickungsschichten der Pflanzenzellmembran angegeben wird. Dabei können und werden wohl äußere Zug- und Druckkräfte ganz wohl eine ausschlaggebende Bedeutung für die Verlaufsrichtung der Fibrillen resp. Fibrillenbündel in den einzelnen successive abgelagerten Schichten gewinnen. Man

wird sich diesen Zusammenhang zwischen Zugspannung und Richtung der Fibrillen nun keineswegs so vorzustellen haben, daß, wie THÜRLER (Studien über die Funktionen des fibrösen Gewebes, Diss. inaug. Zürich, 1884) für die Bindegewebsfaserung annahm, die Fibrillen ähnlich wie etwa die Baumwollfasern in einem Klumpen Watte durch Zugkräfte in parallele Bündel geordnet werden, denn diese Vorstellung würde, wie v. EBNER bemerkt, voraussetzen, daß die bereits entwickelten Fibrillen unter jenen mechanischen Einwirkungen ihre Orientierung erlangen. Viel wahrscheinlicher dürfte die Ansicht sein, welche sich ROUX auf Grund seiner bewundernswerten Untersuchungen über die funktionelle Struktur der Delphinflosse gebildet hat, daß nämlich schon zur Fibrillenbildung bezw. ihrer ersten Anlage eine von außen her erzeugte Zugspannung nötig ist, damit die Kontinuität der Fasern durch viele Zellterritorien hindurch gewahrt bleibt. Die „Fibroblasten" würden durch Zug in der Richtung desselben gedehnt werden und in dieser Richtung wachsend zugfeste Fasern erzeugen, „welche entsprechend der Stärke und Dauer des Zuges Verlängerung, Verdickung und vielleicht auch Vermehrung erfahren. Diese Wirkungen werden bei Kombination von Zug und rechtwinklig dazu stehendem Druck durch letzteren noch verstärkt werden können, da sich dieser alsdann sekundär in entsprechenden Zug umsetzt, so daß auch derartiger Druck zur Aktivitätshypertrophie Veranlassung geben kann" (ROUX). Umgekehrt wird bei dauernder Entspannung und noch mehr bei Längskompression der Fasern allmählicher Schwund derselben eintreten (Inaktivitätsatrophie).

Denken wir uns ein aus Bindegewebe bestehendes oder solches reichlicher enthaltendes Organ schon zu einer Zeit in konstanter Richtung beansprucht, wo die Zellen noch nicht formal differenziert sind, so wird das Wachstum der Bildungszellen von vorn herein in die Richtung der Funktion gelenkt, und es entsteht eine wunderbar zweckmäßige Identität der Wachstums- und Spannungstrajektorien, welche dem Organ die seiner Beanspruchung entsprechende Struktur verleiht.

Alles dies, bezüglich dessen näherer Ausführung ich auf die eingehenden Erörterungen von ROUX (Ges. Abh., Bd. 1, p. 551 ff.) verweise, wird verhältnismäßig leicht verständlich, wenn es sich um ein körperliches Aggregat von Bildungszellen handelt, die nun nach Maßgabe der von außen einwirkenden Zug- und Druckkräfte Bindegewebszellen erzeugen.

„Ueberall“, bemerkte His schon 1865, „wo das Bindegewebe einer dauernden oder einer oft wiederholten Zugwirkung ausgesetzt ist, da bildet sich ein fibröses Band resp. eine Sehne, deren Faserrichtung mit der Zugrichtung zusammenfällt; wo eine Bindegewebsschicht anhaltenden oder oft wiederholten gleichgerichteten Druck erfährt, da bildet sich eine fibröse mehr oder minder dicke Platte von geschichtetem Bau mit einer in der Regel gekreuzten Faserung, deren Fasern in Ebenen verlaufen, welche senkrecht zur Druckrichtung stehen.“ Das instruktivste Beispiel dieser Art liefert die Cutis der niederen Wirbeltiere mit ihrer schematisch einfachen Faseranordnung. Aber auch an anderen Bindegewebshäuten finden wir eine entsprechende Struktur. Schon v. Bardeleben hat die Vermutung ausgesprochen, daß auch in den Muskelfasern die Fasern wie in den Knochen die Bälkchen die Richtungen stärksten Zuges einnehmen. Roux faßt als specifische Fascienfasern nur diejenigen Bindegewebsfasern auf, „welche ganz oder annähernd quer zu den Muskelfasern stehen und daher geeignet sind, diese Muskelfasern zusammenzuhalten, „zusammenzubinden“, während die in der Richtung der Muskeln verlaufenden Bindegewebsfasern in der That Sehnenfasern darstellen. Die Richtung der letzteren ist einfach mechanisch durch den Muskelzug bedingt; dagegen werden durch die Verdickung des Muskels durch die Kontraktion in dem den Muskel umgebenden Bindegewebe Fasern in unendlich vielen Richtungen gespannt, von denen aber bloß die am stärksten gespannten, rechtwinklig zu den Sehnenfasern stehenden Fasern stärker umgebildet sind.“ Darin spricht sich eben, wie Roux bemerkt (Ges. Abh., Bd. 1, p. 182), eine Ausbildung der widerstehenden Teile fast bloß in den Richtungen stärkster Beanspruchung und somit eine Zerfällung der Einwirkungen auf rechtwinklige Komponenten, wie bei den Knochen, aus.

Es liegt sehr nahe, alle diese Betrachtungen auch auf die aus gekreuzten Fasern aufgebauten Cuticularbildungen niederer Tiere anzuwenden, deren feinerer Bau oft bis in die Einzelheiten solchen bindegewebigen Membranen gleicht. Doch begegnet man hier sofort Schwierigkeiten, welche, wie mir scheint, geeignet sind, das ganze Problem noch schärfer zu fassen.

Der wesentlichste Punkt, auf den es hier ankommt, scheint mir in dem Umstand gegeben zu sein, daß es sich im einen Falle (etwa bei der Cutis oder Cornea) um ein zellenführendes „Gewebe“, andern-

falls aber bei den typischen Cuticularbildungen um eine zellenfreie Abscheidung oder Differenzierung einer flächenhaften Zellenlage handelt. Einen Grund zu einer prinzipiellen Sonderung beider morphologisch so sehr übereinstimmenden Bildungen wird man aber darin um so weniger erblicken können, als es erfahrungsgemäß zellenfreies Bindegewebe (Chordascheide, osteoide Substanz) giebt, während andererseits auch zellenführende echte Cuticularsubstanzen bekannt sind (Tunicatenmantel). Daraus ergiebt sich notwendig die Folgerung, daß, wenn wir gleichen oder doch ähnlichen Strukturen in beiden Fällen begegnen, die Bildung derselben, soweit dabei etwa äußere Kräfte in Betracht kommen, auch in gleicher oder ähnlicher Weise erfolgt. Gerade hierin scheinen mir nun gewisse Schwierigkeiten gegeben zu sein. Dieselben kommen kaum in Betracht, solange es sich um die Annahme einer direkten Beeinflussung der lebendigen Substanz der Zellen (Fibroblasten) seitens der Zug- und Druckkräfte handelt, sie scheinen mir aber nicht unerheblich, wenn man sie sich einwirkend denkt auf eine nicht lebendige, von den Zellen ausgeschiedene oder, was auf dasselbe herauskommt, aus ihnen differenzierte homogene Bildungssubstanz (ein Blastem). Schon v. EBNER hat auf diese besonderen Schwierigkeiten gelegentlich seiner Untersuchungen über die Entwickelung der Chordascheiden aufmerksam gemacht. Die starke positive Längsspannung (Druck in der Längsrichtung), in welcher sich die Faserscheide in der Längsrichtung des Tieres befindet, während gleichzeitig eine tangentiale negative Querspannung (Zug in cirkulärer Richtung) besteht, würde es nach v. EBNER erklärlich erscheinen lassen, „daß die von den Chordazellen zuerst ausgeschiedene formlose, leimgebende Substanz zunächst eine rein cirkulär verlaufende Faserlage bildet“.

Grosse Schwierigkeiten bereitet dagegen einer mechanischen Erklärung die weitere Umbildung der Faserscheide in ein System von 3 Faserschichten von welligem Verlaufe und abwechselnd entgegengesetzter Richtung der Fasern. v. EBNER vermutet die Ursache dafür in ungleichen Wachstumsvorgängen innerhalb der die Chorda umgebenden Organsysteme, besonders des Centralnervensystemes, der Muskeln etc., welche ihrerseits wieder das Wachstum der skelettbildenden Teile und die Chorda selbst beeinflussen. Wäre dem so, dann hätten wir in den Chordascheiden der Fische, wie v. EBNER bemerkt, ein interessantes Beispiel eines „funktionell gezüchteten Ausscheidungsproduktes der Bindegewebszellen vor uns, dessen vielgestaltige Formen nicht

von einer direkten plastischen Thätigkeit der Bildungszellen, sondern von den mechanischen Bedingungen abhängen, unter welchen es der Aufgabe, Verschiebungen der Gewebe durch Elasticitätswirkungen wieder auszugleichen, am besten genügt".

Wenn dies aber in dem genannten Falle wahr ist, dann müßte dasselbe Erklärungsprinzip wohl auch für die Bildung der sonst so ähnlichen geschichteten Cuticularbildungen und speciell das Chitinskelett der Arthropoden Geltung haben. Ich vermag mir nun freilich nicht vorzustellen, wie es durch Zug- oder Druckkräfte irgendwelcher Art möglich sein sollte, eine so absolut regelmäßige Abwechselung des Faserlaufes in benachbarten Schichten zu erzeugen, ganz abgesehen von der womöglich noch größeren Schwierigkeit, die in einzelnen Fällen vorhandene komplizierte Struktur der einzelnen Fibrillen grob mechanisch zu deuten. Ich halte es daher bis auf weiteres für das Wahrscheinlichste, daß die einzelnen Chitinschichten mit allen ihren Eigentümlichkeiten entweder unmittelbar aus dem Plasma der Chitinogenzellen sich differenzieren oder daß dasselbe in einer zunächst homogenen Substanz geschieht, die dann aber ihrerseits notwendig als ein zunächst noch lebendiges Differenzierungs- oder, wenn man will, Absonderungsprodukt der Bildungszellen anzusehen wäre.

Man sieht, daß eine eingehende Untersuchung der Entwickelung des Chitinpanzers bei geeigneten Käfern (vor allem Lamellicorniern) nach vielen Seiten hin wichtige und interessante Aufschlüsse verspricht.

Litteratur.

1) Herm. Meyer, Ueber den Bau der Hornschale der Käfer. Müller's Arch., 1842.
2) F. Leydig, Zum feineren Bau der Arthropoden. Müller's Arch., 1855.
3) F. Leydig, Vom Bau des tierischen Körpers, Bd. 1, 1864.
4) C. Schmidt, Zur vergleichenden Physiologie der wirbellosen Tiere, 1845.
5) v. Kölliker, Untersuchungen zur vergleichenden Gewebelehre. Würzburger Verhandlungen, I. Reihe, Bd. 8, 1858.
6) Valentin, Die Untersuchungen von Pflanzen- und Tiergeweben im polarisierten Licht.

7) V. v. Ebner, Untersuchungen über die Ursachen der Anisotropie organisierter Substanzen, Leipzig 1882.
8) E. Hasse, Observationes de sceleto Astaci fluviatilis et marini, Lipsiae 1833.
9) Lavalle, Recherches d'anat. microscop. sur le test des Crustacées décapodes. Ann. de Sc. nat., 3. Sér., T. 7, 1847.
10) Huxley, Der Krebs. Internat. wiss. Bibliothek Brockhaus, 1880.
11) E. Haeckel, Ueber die Gewebe des Flußkrebses. Müller's Arch., 1857.
12) G. Valentin, Ueber die Organisation des Hautskeletts der Crustaceen. Repert. f. Anat. e Physiol., Bd. 1, 1837.
13) M. Braun, Ueber die histologischen Vorgänge bei der Häutung des Flußkrebses. Arb. a. d. zool.-zootom. Inst. zu Würzburg, Bd. 2, 1875.
14) A. N. Vitzou, Recherches sur la structure et la formation des teguments chez les Crustacées décapodes. Arch. de Zool. expérim., T. 10, 1882.
15) T. Tullberg, Studien über den feineren Bau und das Wachstum des Hummerpanzers und der Molluskenschalen. Schwedische Akad. d. Wiss., 1881.
16) Nathusius v. Königsborn, Untersuchungen über nicht celluläre Organismen, Berlin 1877.
17) Bütschli, Untersuchungen über Strukturen etc., 1898.
18) F. E. Schulze, Biol. Centralbl., Bd. 16, 1896, p. 851.
19) Pfeffer, Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vakuolen. Sächs. Berichte, Bd. 16, 1890, p. 190.
20) Rhumbler, Zeitschr. für Entwickelungsmech., Bd. 7, 1898, p. 142.
21) Overton, Ueber die allgemeinen osmotischen Eigenschaften der Zelle etc. Vierteljahrschr. d. Naturforsch. Ges. in Zürich, Jahrg. 44, 1899.
—, Studien über die Aufnahme der Anilinfarben durch die lebende Zelle. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 34.
22) Correns, Ueber die vegetabilische Zellmembram. Pringsheim's Jahrb., Bd. 26, 1894.
23) Paul Cerfontaine, Recherches sur le système cutané et sur le système musculaire du Lombric terrestre. Mém. cour. et des Sav. étrangers, T. 52, 1889.
24) C. Toldt, Ueber den feineren Bau der Cuticula von Ascaris megalocephala etc. Arbeiten d. zool. Inst. Wien, Bd. 11.
25) A. Appellöf, Die Schalen von Sepia, Spirula und Nautilus. Kgl. schwed. Akad. d. Wiss., Bd. 25, 1893.
26) Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle.
27) J. Schaffer, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 70, 1901.
28) Ed. Retterer, Compt. rend. Soc. Biol., 1898. — Journ. de l'Anat. et de la Physiol., 1896.
29) C. Hansen, Ueber die Genese einiger Bindegewebsgrundsubstanzen. Anat. Anzeiger, Bd. 16, 1899.

Tafelerklärung.

Fig. 1. Lucanus cervus. Flächenschnitt der Femurwand. Man erkennt 4 sich annähernd rechtwinklig überkreuzende Faserschichten. (Zeiss D, Ok. 2.)

Fig. 2. Lucanus cervus. Querschnitt durch das Brustschild. Die Fasern sind abwechselnd quer- und längsgetroffen.

Fig. 3. Lucanus cervus. Lamelle aus den inneren Schichten des Brustpanzers; netzartige Verflechtung der Fasern; in den rundlichen Lücken querdurchschnittene Fibrillenbündel. (Zeiss C, Ok. 4.)

Fig. 4. Lucanus cervus. Teil eines Querschnittes durch die Wand des Oberkiefers (Hornes); die Fasern haben hier die Form bandförmig abgeplatteter Streifen, die wieder quer- und längsgetroffen sind.

Fig. 5. Lucanus cervus. Tangentialschnitt durch das Horn des männlichen Käfers.

Fig. 6. Lucanus cervus. Querschnitt durch das Horn zwischen gekreuzten Nicols. (Zeiss A, Ok. 4.)

Fig. 7. Oryctes nasicornis, ein kleiner Teil von 2 sich überdeckenden Lamellen der Flügeldecken, von der Fläche gesehen; gekreuzte Spalten.

Fig. 8. Oryctes nasicornis. Eine Lamelle der Flügeldecken isoliert, von der Fläche; Anordnung der Spalten.

Fig. 9. Oryctes nasicornis. Flächenschnitt durch die Flügeldecken zwischen gekreuzten Nicols a) bei scharfer, b) bei ungenauer Einstellung auf die oberste Schicht.

Fig. 10. Dynastes Hercules. Flächenschnitt des Kopfschildes; eine Lamelle mit längeren schmalen und kurzen weiten Spalten.

Fig. 11. Dynastes Hercules. Eine Lamelle des Kopfschildes mit aus den kurzen Spalten hervorragenden senkrecht durchbohrenden Fasern.

Fig. 12. Dynastes Hercules. 5 Schichten des Halsschildes im Querschnitt, von einem großen Porenkanal durchsetzt. (Zeiss D, Ok. 4.)

Fig. 13. Dynastes Hercules. Halsschildquerschnitt; ein großer Porenkanal mit faserig-fibrillärem Inhalt („Säulchen" Bütschli's).

Fig. 14. Chalconotus cupreus. Oberste Lamelle (Emailschicht) der Flügeldecken. Sehr ausgeprägte Zellenzeichnung, unterbrochen durch die Querschnitte haarähnlicher Chitinzapfen, umrahmt von einem Kreis hellgelber Chitinfeldchen.

Fig. 15. Chalconotus cupreus. Teil von 2 sich überdeckenden Lamellen der Flügeldecken mit gekreuzter Faserung (Gitterzeichnung) und heller Zellenzeichnung.

Fig. 16. Chalconotus cupreus. Teil einer einzelnen Lamelle mit kleinen parallelen Spalten zwischen den Fibrillen.

Fig. 17. Squilla Mantis. Teil einer Lamelle deutlich gefasert mit schmalen kurzen Spalten.

Fig. 18. Squilla Mantis. Ebensolches Präparat.

Fig. 19 und 20. Squilla Mantis. Ebensolches Präparat; die Spalten durch seitlichen Zug zu Löchern erweitert.

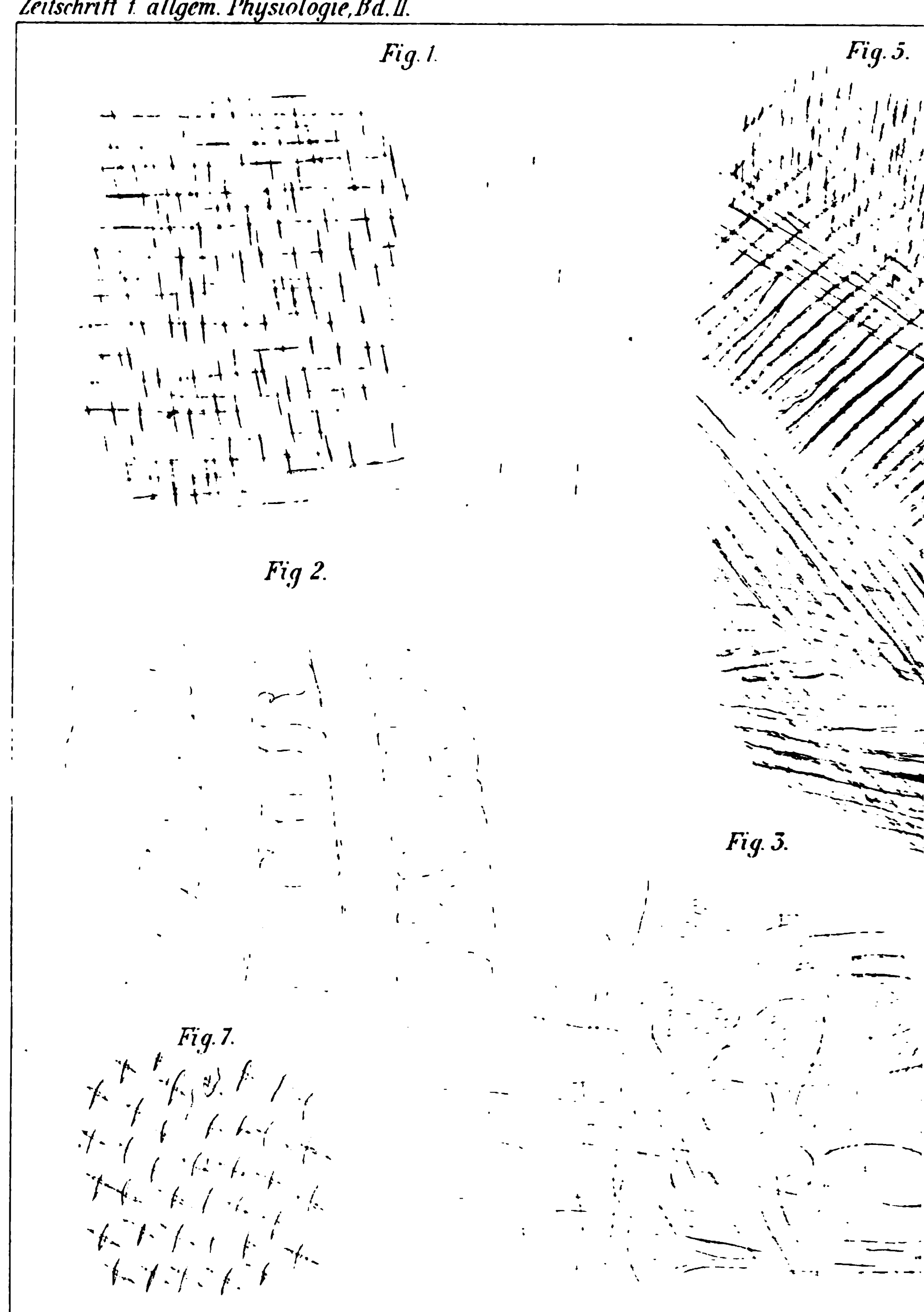
Fig. 21. Astacus fluviatilis. Teil einer Lamelle von einem Bauchring; fibrilläre Struktur mit Spalteu.

Fig. 22. Homarus vulgaris. Teil eines Querschnittes der entkalkten Schere; helle und dunklere Schichten, die ersteren deutlich längsfaserig. Beiderlei Lagen von vertikalen Porenkanälen durchsetzt. (Zeiss C, Ok. 4.)

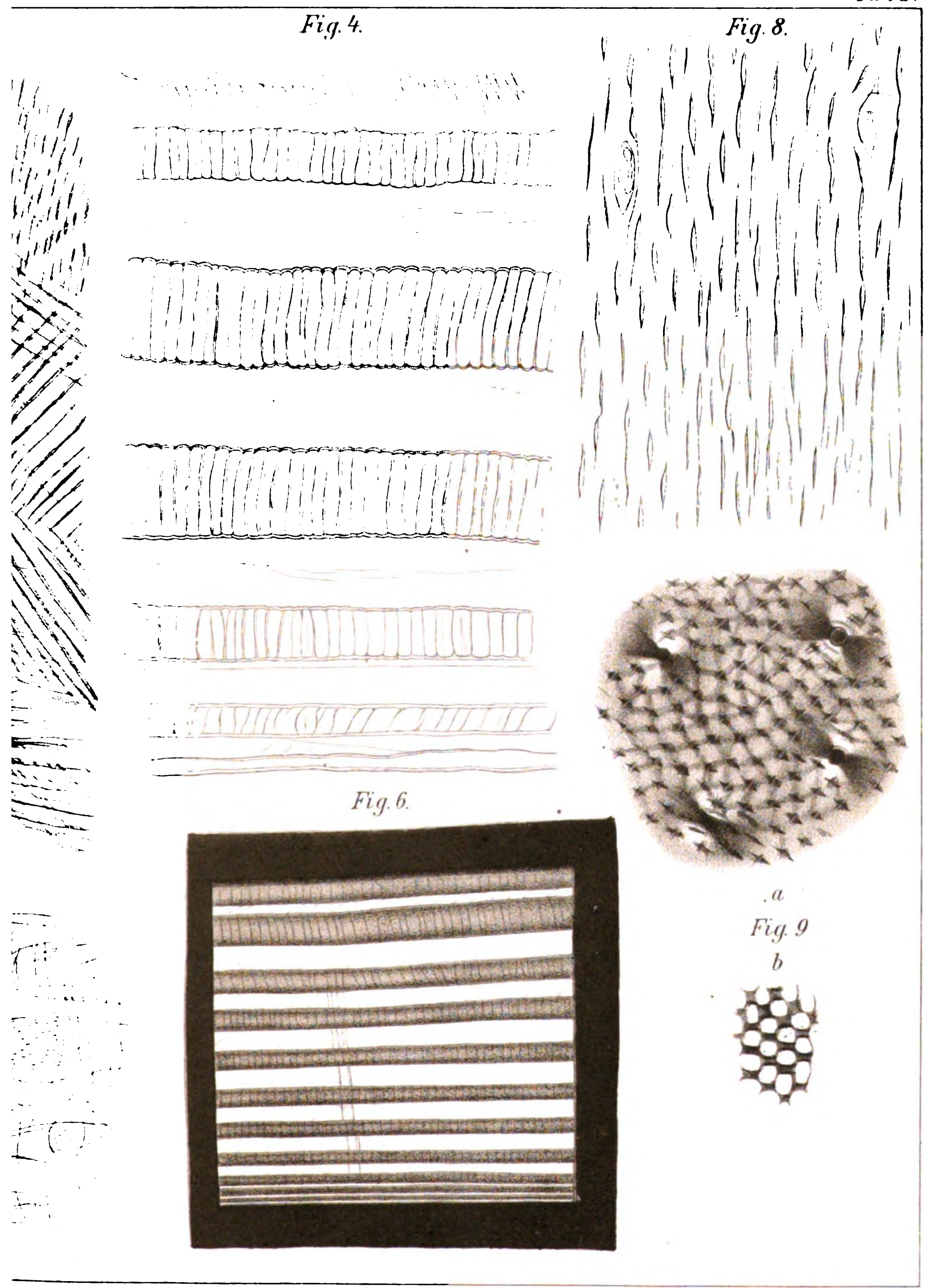
Fig. 23. Homarus. Ebensolches Präparat, stark vergr. Struktur der dunklen Lagen. Spindelförmige Gruppen von quer durchschnittenen Fibrillen (Bütschli's „Stücke"). (Zeiss homog. Immers.)

Fig. 24. Homarus. Ebensolches Präparat zwischen gekreuzten Nicols. Abwechselnd helle und dunkle Schichten. (Zeiss A, Ok. 4.)

Fig. 25. Astacus fluviatilis. Flächenschnitt eines entkalkten Armgliedes. Konzentrisches Schichtensystem zwischen gekreuzten Nicols.



A. Giltsch gez.



v Fischer Jena.

Lith Anst v A Giltsch Jena

Fig. 13.

Fig. 18.

Fig. 10.

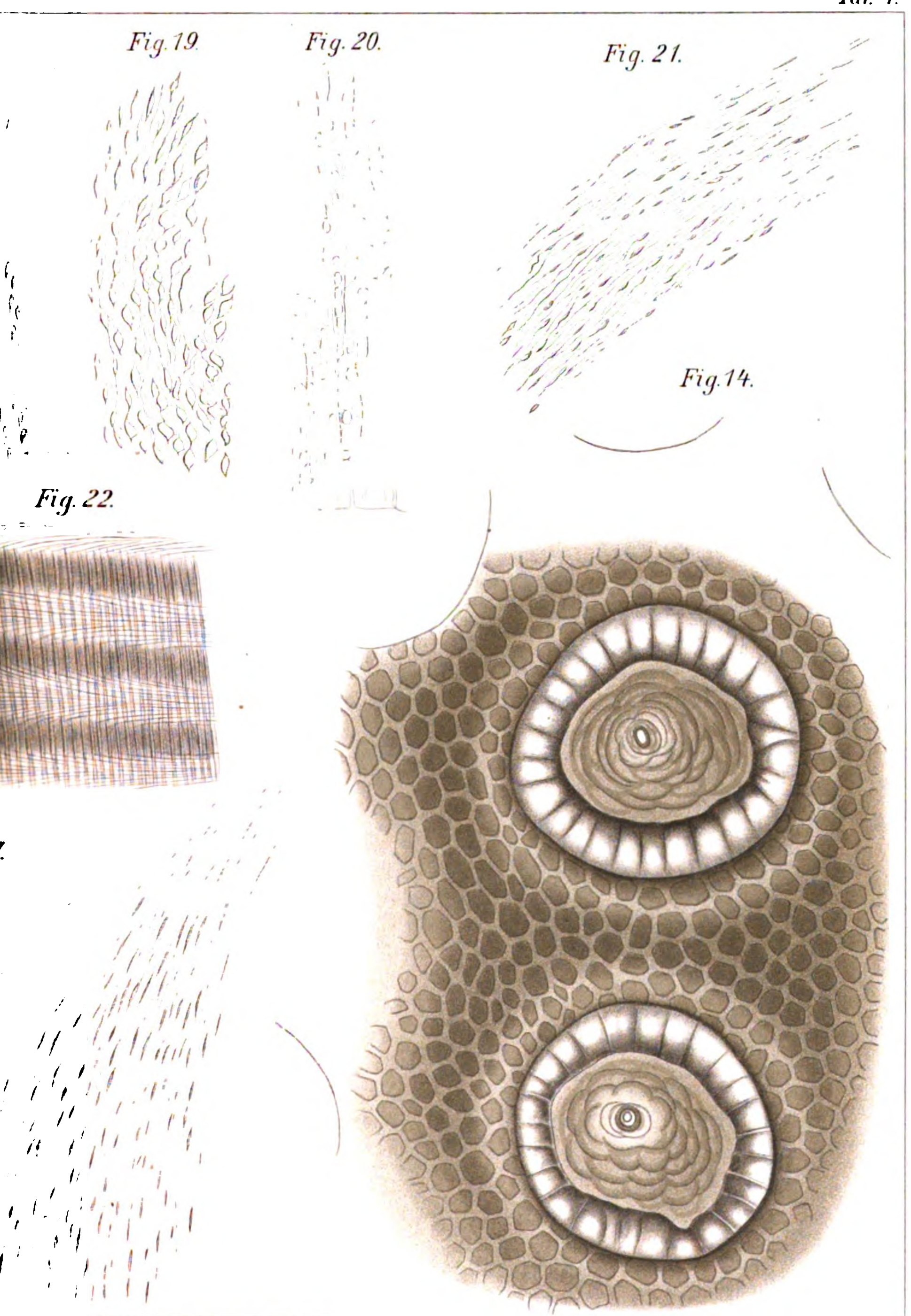
Fig. 12.

Fig. 15.

Fig. 1.

Fig. 16.

Fig. 11.



scher, Jena

Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.

Fig. 27.

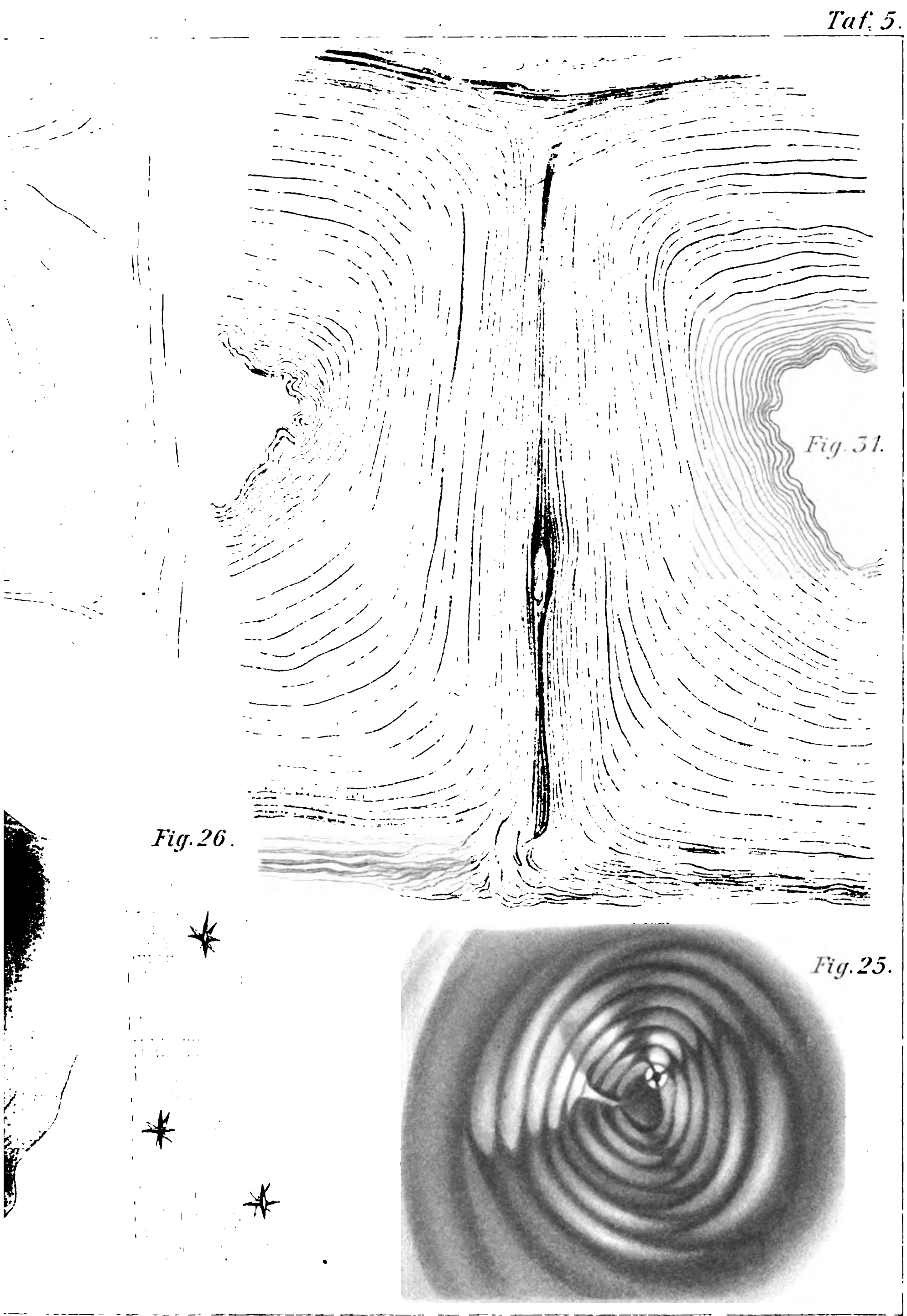
Fig. 23.

Fig. 24.

Fig. 28.

A. ... gez.

Verl. v. Gustav



Fischer, Jena. Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.

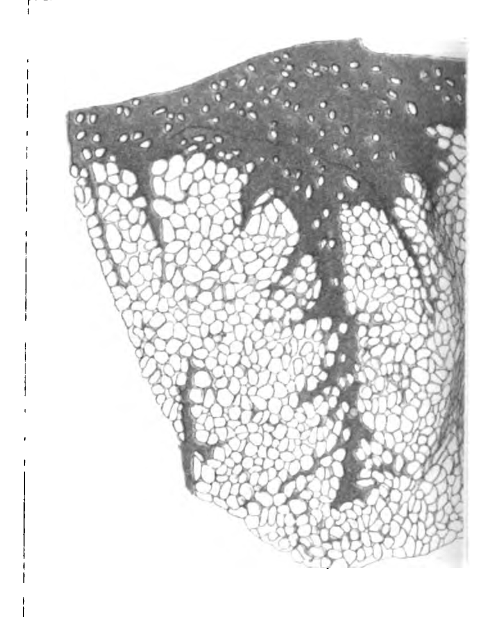
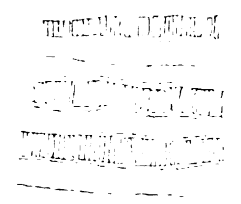
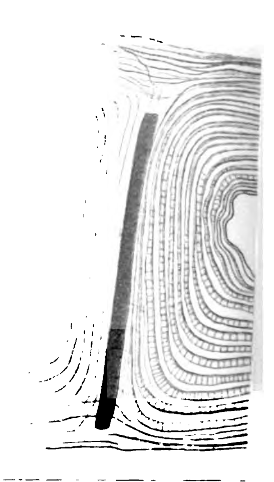


Fig. 29.





A. Giltsch gez.

Fig. 26. Rhynchophorus phoenicis. Flächenschnitt durch die Flügeldecken. Gekreuzte Fibrillen. 3 Porenkanäle im Querschnitt gesehen, entstanden durch Ueberlagerung sich kreuzender Spalten.

Fig. 27. Rhynchophorus phoenicis. Flächenschnitt von einer Furche der Flügeldecken. Konzentrisches Lamellensystem im Querschnitt, zur Hälfte zwischen gekreuzten Nicols.

Fig. 28. Cybister Owas. Teil eines Flächenschnittes durch die Flügeldecken. 2 konzentrische Lamellensysteme im Querschnitt. Das eine zwischen gekreuzten Nicols gezeichnet.

Fig. 29. Cybister Owas. Kleiner Teil eines Querschnittes der Flügeldecken, um die verschiedene Struktur der Schichten zu zeigen. Analoger Bau wie bei Lucanus cervus.

Fig. 30. Cybister Owas. Querschnitt der Flügeldecken. Zwei konzentrische Lamellensysteme gruppiert zwischen senkrecht aufsteigenden Chitinzapfen. Aehnlicher Bau wie bei HAVERSI'schen Systemen. (ZEISS A, Ok. 4.)

Fig. 31. Cybister Owas. Teil des vorigen Präparates, stärker vergrößert. (ZEISS C, Ok. 4.)

Fig. 32. Lucanus cervus (Larve). a) Kopfkapsel, Flächenschnitt, schwach vergrößert (9mal); b) Teil desselben Präparates, stärker vergrößert; ein kleiner Abschnitt zwischen gekreuzten Nicols gezeichnet.

Fig. 33. Lucanus cervus (Larve). Flächenschnitt des Oberkiefers bei a zwischen gekreuzten Nicols. Deutlich fibrilläre Struktur. Die einzelnen Fibrillen in hellere und dunklere (einfach und doppeltbrechende) Segmente differenziert.

Una legge del movimento animale.

Per il Dott. Virgilio Ducceschi in Roma.

(Dalla Stazione Zoologica di Napoli, Sezione di Fisiologia).

(Der Redaktion zugegangen am 21. November 1902.)

Nel corso di alcune osservazioni intorno al meccanismo della masticazione, compiute sopra alcuni dei nostri mammiferi domestici, potei notare che quanto minori erano le dimensioni delle specie prese in esame tanto maggiore era il numero dei movimenti della mascella che i singoli individui eseguivano nell'unità di tempo. L'aver constatato la stessa regola anche per altre forme di movimento mi indusse a dare una maggiore estensione a queste osservazioni; ciò mi fu agevolato dalla permanenza alla Stazione Zoologica di Napoli dove mi fu possibile studiare sotto quel punto di vista e nelle migliori condizioni desiderabili parecchie diecine di forme di animali marini. A me parve che delle ricerche sui rapporti fra la taglia degli animali e degli organi di moto da una parte ed i caratteri della forma e del ritmo dei movimenti dall'altra avrebbero potuto fornire un importante contributo alla conoscenza di un problema di meccanica animale non ancora risoluto in tutte le sue parti e che può enunciarsi nel modo seguente: quali relazioni esistono fra i caratteri fisici degli apparecchi di moto in riposo e le manifestazioni dinamiche di essi? Un tal problema è stato preso in considerazione quasi esclusivamente per lo studio degli aspetti e delle proprietà meccaniche di singoli movimenti e in specie per i rapporti dell'ala col volo degli uccelli (Marey, Pettigrew) e per la cinematica della deambulazione specialmente dell'uomo (Fr. Weber Fick, Braune e Fischer, R. Du-Bois-Reymond), ma esso non ha

ancora formato il soggetto di ricerche comparative nella serie zoologica. Che dei rapporti fra la forma, la massa ed il movimento degli organi debbano esistere oltre che nei singoli apparati della stessa specie anche fra quelli di specie diversa, che pur presentano caratteri comuni di forma e di movimento, è per lo meno ammissibile se non assai probabile; è ragionevole infatti il supporre che tali rapporti si siano stabiliti nel corso della lunga serie di adattamenti morfologici e fisiologici che hanno preceduto nella formazione delle specie lo stato delle condizioni attuali delle manifestazioni motrici.

Che se tali rapporti esistono essi debbano possedere un notevole grado di fissità e di costanza, può dedursi dal fatto che ad ogni tipo animale appartiene una forma particolare di movimento, stabile, dai caratteri ben definiti e facilmente rilevabili almeno nelle loro linee generali. Questa legge è di una constatazione così elementare che l'osservazione popolare l'aveva già sanzionata sin dall'antico fissando le manifestazioni motrici di alcuni animali nei suoi termini di paragone; le espressioni „veloce come il cervo e l'uccello", „tardo come la tartaruga o la lumaca", sono appunto l'enunciazione volgare di quella legge.

Ma piuttosto che inoltrarmi in premesse teoriche stimo più opportuno passare senz'altro alla esposizione delle osservazioni fatte; intanto sarà utile di stabilire le particolarità dei movimenti che ho prese in esame e le circostanze nelle quali le osservazioni furono compiute.

Volendo ricercare dei rapporti fissi tra le condizioni di forma e massa e le proprietà cinematiche degli organi di moto io doveva naturalmente prendere in esame dei movimenti le cui manifestazioni fossero uniformi e costanti non solo nello stesso individuo ma anche in soggetti della stessa specie. Servivano quindi assai bene al mio scopo quei movimenti ritmici dei muscoli scheletrici il cui meccanismo e la successione dei quali in ordine al tempo sono già differenziati ed organizzati nei centri nervosi. Di essi alcuni sono in rapporto con le funzioni della vita vegetativa (sono determinati cioè da impulsi interni), altri sono collegati alle funzioni della vita di relazione (sono regolati cioè dalle esigenze dei rapporti col mondo esterno); alla prima serie appartengono i moti del respiro, della masticazione, del

succhiamento del latte, etc.; alla seconda serie spettano le varie forme di deambulazione acquatica, aerea e terrestre.

Queste forme di movimento si svolgono generalmente, quando sono continuate per un certo tempo, con un ritmo abbastanza regolare; uno dei caratteri più interessanti di esse si è che la loro frequenza abituale risulta, in condizioni funzionali simili, quasi costante negli individui della stessa specie; essi si prestano quindi assai bene per stabilire dei confronti fra le varie specie.

La serie più numerosa di ricerche io l'ho compiuta sui pesci. Gli Acquari della Stazione Zoologica di Napoli offrirono un materiale assai opportuno ai miei scopi perchè mi permisero di esaminare un notevole numero di forme animali (pesci ed invertebrati marini) che da più giorni e talora anche da settimane e mesi si trovavano in ambienti per i quali esse avevano già subito un certo grado di adattamento; si aggiunga che la possibilità di studiarle senza toglierle menomamente alle loro condizioni ordinarie di vita nell'Acquario (poichè si trattava solo di constatare il ritmo, la frequenza e l'estensione approssimativa dei movimenti, la lunghezza approssimativa dell'animale e dell'organo di moto) costituiva la prima condizione per il buon esito delle ricerche. Io aveva inoltre la possibilità di poter osservare animali della stessa specie e di differenti dimensioni, alcuni dei quali possedevano più organi esterni capaci di movimenti ritmici diversi tra loro.

Per determinare quale estensione nella scala zoologica si dovesse attribuire ai rapporti che io riscontrai negli animali marini non ho mancato di utilizzare anche poche ricerche compiute sui mammiferi ed i resultati delle osservazioni fatte da altri ricercatori sul ritmo dei movimenti animali, osservazioni le quali benchè eseguite per scopi differenti dai miei erano però almeno parzialmente utilizzabili. Io potei così porre a contributo della soluzione del problema propostomi le determinazioni fatte sopra un notevole numero di specie animali comprendenti vari ordini dei vertebrati e degli invertebrati, sopra individui provvisti di organi dal volume e dalla forma le più disparate, le cui condizioni fisiche in stato di riposo e le relative manifestazioni dinamiche erano diversissime.

Di ogni individuo soggetto a studio io determinavo la lunghezza ed inoltre, la forma ed i diametri approssimativa degli organi in attività. Per ciò che riguarda i movimenti stabilivo la frequenza di essi per minuto primo, i caratteri del ritmo secondo il quale si seguivano, l'ampiezza (in gradi) e l'uguaglianza maggiore o minore di essi.

Per quello che si riferisce alla frequenza io devo far notare quanto segue. In un notevole numero di forme animali le manifestazioni motorie ritmiche assumono un andamento continuato, spesso per una durata di tempo assai superiore a quella nella quale dura l'osservazione; ma in altri casi avviene che (almeno nel momento in cui si compiono le ricerche) il movimento sia costituito da gruppi di contrazioni che si seguono con un ritmo regolare, mentre i singoli gruppi sono inframezzati da pause di lunghezza variabile; talora 3—4 o più di tali gruppi entrano in un minuto; altre volte ogni gruppo è costituito solo da 4—5 movimenti che, come ho già detto, si seguono per lo più con un ritmo regolare, che è poi quello abituale, caratteristico, che si osserva anche quando l'animale compie per lo spazio di più minuti una serie continuata regolarmente dello stesso atto motorio. Naturalmente in questi casi io non ho determinato il numero assoluto dei movimenti al 1' ma la frequenza del ritmo per la durata dei singoli gruppi, riportando poi la cifra alla durata di 1'; ciò può farsi agevolmente fissando con un cronometro contatore la durata del gruppo in 1" ed il numero di movimenti che esso comprende. Quando i moti sono assai frequenti diviene talvolta assai difficile il seguirli con la numerazione mentale oltre la diecina; allora è necessario abituarsi a contare a diecine seguendo il ritmo di quel movimento e determinar poi quante diecine entrano nello spazio per es. di 10"; oltre i 300 moti al 1' le cifre che si ottengono sono approssimative.

Per ogni animale si fecero sempre più osservazioni, delle quali i numeri dati rappresentano delle medie anche di determinazioni fatte a diversi giorni di distanza. Le ricerche sugli animali marini furono compiute nei mesi di Agosto, Settembre ed Ottobre del 1902.

La tabella No. 1 si riferisce ai dati ottenuti sui pesci; le singole specie sono disposte secondo l'ordine della lunghezza degli individui studiati; di ogni specie fu esaminato uno o più organi (pinne, coda, natatoie) e per ogni organo si è riportato il numero dei movimenti al 1' e la lunghezza approssimativa. Altre osservazioni oltre quelle esposte, riguardanti la forma ed i diametri degli organi e le particolarità dei singoli movimenti, furono tralasciate per brevità; si noti solo che quando l'ampiezza in gradi non è indicata, si intende generalmente che l'estensione del movimento è di circa 90°; tale estensione rappresenta nel maggior numero dei casi l'o p t i m u m dell'apertura angolare del movimento.

Tabella No. 1.

Frequenza dei movimenti delle pinne, della coda e delle natatoie nei pesci.

	Specie	Lunghezza in cm	Numero dei movimenti al minuto primo	Organo	Osservazioni
1	Capros aper	6—8	348, 276, 330, 222, 204, 204	Pinna dorsale e ventrale. Altezza 1—1,5 cm	Nuota tranquillamente. Movimento regolare per ritmo, della stessa ampiezza angolare (30°—35°), continuo per lunghi tratti di tempo. Talora meno frequente, talora frequentissimo fino al punto che la numerazione diviene impossibile. Movimento ondulatorio.
2	Centriscus scolopax	7	204, 162, 174	Pinna pett., lunga 1,5 cm	Sospeso nell' acqua, quasi immobile. Movimento abbastanza regolare per ritmo, uguale per ampiezza angolare (35°—40°), continuato per tratti abbastanza lunghi di tempo; pause ineguali. Le due pinne si muovono in modo alternativo.
3	Torpedo ocellata	7	186, 174	Natatoie, larghe 2,5—3 cm	Nuota; movimento regolare abbastanza per ritmo e per ampiezza (circa 90°); dura a lungo. Movimento ondulatorio.
4	id.	8	168, 156	id.	
5	id.	8	120, 132	Coda, porzione mobile, lunga 3,5 cm	Movimento abbastanza regolare ed uguale (90°); di non lunga durata.
6	Xyrichthis novacula	7	192, 168	Pinna pett., lunga 2,5 cm	Movimento assai regolare per ritmo e per estensione; quasi continuo, con pause rare e brevi.
7	id.	8	188, 120, 120	id.	
8	Julius pavo	8	222, 268	Pinna pett., lunga 2 cm	Movimento regolare per ritmo, abbastanza uguale per ampiezza, pause rare e di varia lunghezza.
9	Mullus barbatus	7—8	156, 168	Pinna pett., lunga 1,5—2 cm	Nuota tranquillamente in vicinanza del fondo del bacino; movimento non sempre regolare ed uguale, pause variabili.
10	id.	7—8	144, 144, 180	Coda	Nuota c. s.; movimenti simili ai precedenti.
11	Blennius ocellarius	7	104, 112, 100	Pinna pett., lunga 2 cm	Movimento abbastanza regolare per ampiezza e per ritmo; rare pause.
12	Serranus epatica	7	132, 108, 88	Pinna pett., lunga 2 cm	Nuota tranquillamente; movimento alquanto irregolare per ritmo, uguale per estensione; gruppi di pochi moti. Pause lunghe ed ineguali.

	Specie	Lunghezza in cm	Numero dei movimenti al minuto primo	Organo	Osservazioni
13	Balistes capriscus	9	120, 96, 102 150, 96, 120	Pinna dorsale, alta 2,5 cm	Movimento ondulatorio; piuttosto irregolare per ritmo, non periodico ma talora più lento ed interrotto da pause. Tratti di movimento regolare ed uguale.
14	id.	9	126, 114, 120	Pinna pett., lunga 2 cm circa	Movimento abbastanza regolare ma discontinuo.
15	Capros aper	9—10	198, 270, 222 fino ad oltre 350	Pinna dorsale e ventrale, alte 1—1,5 cm	Animale presso che immobile nell' acqua; movimento ondulatorio, quasi continuo, regolare, uguale per ampiezza angolare (70°—80°).
16	id.	9—10	108, 102, 102	Pinna pett., lunga 2,5 cm circa	Movimento continuato ed abbastanza regolare ed uguale.
17	Xyrichtys novacula	10	124, 140, 120	Pinna pett., lunga 2,5 cm	Movimento assai regolare ed uguale, quasi continuo. Pause rare e brevi.
18	Serranus scriba	10	156, 156, 150	Pinna pett., lunga 2,5 cm	Movimento abbastanza regolare, uguale, quasi continuo.
19	id.	10	72, 78	Coda; lunga 3,5—4 cm	Movimento abbastanza regolare, ma a piccoli gruppi di 5—6 colpi, discretamente uguali per ampiezza; movimento ondulatorio.
20	Scorpaena porcus	10	132, 132	Pinna pett.	L'animale resta a lungo immobile sul fondo del bacino; nuota pochi secondi con movimento continuo, regolare, abbastanza ampio.
21	Trygon violaceus	11—12	90, 90	Natatoie, ampie 4—5 cm	Nuota tranquillamente; movimento ondulatorio dei lembi delle natatoie, uguale per ampiezza (45°), regolare, continuato.
22	Coris vulgaris	11	186, 204, 180	Pinna pett., lunga 2 cm	Movimento irregolare; frequenti rallentamenti ed acceleramenti; movimento abbastanza uguale, ma discontinuo; pause di lunghezza variabile.
23	Mugil cephalus	12	120, 114, 126	Pinna pett., lunga 3 cm	Movimento abbastanza regolare ed uguale ma non continuo; gruppi di pochi colpi di pinna, pause ineguali.
24	Smaris alcedo	12	72, 60	Pinna pett., lunga 3 cm	Nuota tranquillamente; gruppi di pochi colpi di movimenti abbastanza uguali; successione regolare per ritmo; lunghe pause.

	Specie	Lunghezza in cm	Numero dei movimenti al minuto primo	Organo	Osservazioni
25	Smaris alcedo	12	72, 84, 78	Coda, lunga 2,5 cm, alta 4 cm	Movimento discontinuo; 6—7 colpi per gruppo; pause ineguali; movimento abbastanza regolare per ritmo ed uguaglianza.
26	Scorpaena porcus	10—15	132, 156, 162	Coda, lunga 3—4 cm	Animale generalmente in riposo; nuota pochi secondi. Movimento abbastanza regolare per ritmo, uguale per estensione (45°—60°).
27	Anthos sacer	12—14	60, 54, 60	Pinna pett., lunga 3,5 cm	Ritmo non sempre regolare; lunghe pause; presso che immobile; movimenti abbastanza uguali.
28	Balistes capriscus	14	84, 90, 84	Pinna dorsale, alta 3,5 cm	Movimento come per il No. 13.
29	Trygon violaceus	14	120, 126, 114	Natatoie, larghe circa 5,5 cm	Movimento ondulatorio, regolare, uguale, continuo.
30	Torpedo ocellata	13	90, 96	Coda, lunga 8—9 cm	Movimento abbastanza uguale, regolare e continuato.
31	id.	16	96, 102	Natatoie, larghe 6 cm	id.; movimento ondulatorio.
32	Chrysophrys aurata	15	84, 84, 78	Coda, lunga 4—6 cm	Animale sempre in moto; gruppi di 4 8 movimenti o più, che si seguono con un ritmo abbastanza uguale, e sono discretamente uguali per ampiezza; pause variamente lunghe.
33	Trigla lyra	15	96, 84	Coda, lunga 4 cm	Animale spesso immobile o strisciante sulla sabbia; movimento abbastanza regolare ed uguale; pause di lunghezza variabile.
34	Mugil cephalus	16—18	120, 120	Pinna pettorale, lunga 3 cm	Animale presso che immobile col corpo; gruppi di 10—12 moti, divisi da pause variabili; i moti dei gruppi si succedono sotto forma regolare e sono uguali abbastanza (68°—80°).
35	Coris vulgaris	17	104, 144, 132	Pinna pett., lunga 2,5 cm	Movimento quasi continuo, regolare per ritmo, abbastanza uguale per estensione; pause molto rare e brevi.
36	Motella vulgaris	20	72, 80, 84	Coda, lunga 4 cm	Movimenti un poco irregolari per ritmo, abbastanza uguali; pause variamente lunghe.
37	Dactylopterus volitans	20—22	72, 84	Coda, lunga 4—5 cm	Movimento regolare per ritmo ed uguale per ampiezza; lunghe pause.

	Specie	Lunghezza in cm	Numero dei movimenti al minuto primo	Organo	Osservazioni
38	Box salpa	20	66, 78, 84, 72	Coda; lunga 6—7 cm	Gruppi di movimenti, di numero variabile.
39	Mullus barbatus	25	96, 102	Coda, lunga circa 5 cm	Vedi il No. 10.
40	id.	25	84, 90	Pinna pettorale, lunga 4 cm	Vedi il No. 9.
41	Motella vulgaris	25	60, 60, 72	Pinna pett., lunga 4 cm	Sospesa nell'acqua presso che immobile; movimento uguale, regolare per ritmo continuato per lungo tempo; moto alternato delle due pinne.
42	id.	25	60, 72, 60	Coda, lunga 6 cm	Vedi il No. 36.
43	Scyllium catulus	30	60, 60, 60	Terzo inferiore del corpo	Movimento ondulatorio, regolare, continuato, ugualmente ampio (90°—120°).
44	Trygon violaceus	30	66, 72, 60, 48, 54	Natatoie, larghe circa 12—14 cm	Vedi il No. 29.
45	Polybrium cernium	30—35	60, 60	Pinna pett., lunga 6—7 cm	Nuota tranquillamente e continuamente; movimento alternato delle due pinne. Gruppi ineguali di movimenti non sempre regolari per ritmo ed uguali per ampiezza.
46	id.	30—35	60, 66	Coda; maggior diametro 10—11 cm	Movimento non continuo e non sempre uguale; tratti regolari di movimento; lunghe pause.
47	Mugil cephalus	35—40	60, 72, 78, 72	Pinna pett., lunga 6—7 cm	Nuota lentamente ma continuamente; movimento abbastanza uguale, regolare nei gruppi; pause ineguali.
48	id.	35—40	66, 54, 48	Coda, maggior diametro 7—9 cm	Movimento talora irregolare; gruppi di 8—10 colpi, abbastanza uguali per ampiezza.
49	Scorpaena porcus	35	78, 84	Coda; magg. diametro 10—11 cm	Vedi No. 26.
50	Trigla lyra	40	90, 90	Coda, lunga 7—9 cm	Movimento alquanto irregolare per ritmo ed ineguale per ampiezza (45°). Vedi anche il No. 33.
51	id.	45	64, 68, 64	id.	
52	Serranus gigas	40—45	22, 22, 30	Pinna pett., lunga 9 cm circa	Sospeso nell'acqua immobile col corpo o nuotante con grande lentezza. Movimento non molto regolare per ritmo, nè uguale per ampiezza, ma di durata abbastanza lunga.
53	Trigla lyra	42	60, 60	Coda, lunga 9 cm	Vedi il No. 33.
54	Torpedo ocellata	40—45	70, 78	Natatoie, larghe circa 12 cm	Movimento ondulatorio, regolare per ritmo, uguale per ampiezza; lunghe pause.

	Specie	Lunghezza in cm	Numero dei movimenti al minuto primo	Organo	Osservazioni
55	Torpedo ocellata	40—45	78, 84	Coda; lunga 14—16 cm	Movimento abbastanza uguale, regolare e continuato.
56	Chrysophrys aurata	45—50	48, 52, 44, 54, 60	Coda; maggior diametro 13,15 cm	Nuota tranquillamente; movimento discontinuo, serie di 8—10 colpi abbastanza regolari ed uguali; lunghe pause.
57	Serranus gigas	50	36, 42	Pinna pett., lunga circa 13 cm	Animale quasi immobile col corpo; movimenti irregolari, ineguali; gruppi di poche battute.
58	id.	50	42, 42	Coda, lunga circa 13 cm	Brevi gruppi di moti con lunghe pause; ritmo abbastanza regolare.
59	Labrax lupus	50—60	44, 32, 56, 48, 54	Pinna pettorale, lunga circa 9 cm	Movimento non molto regolare per ritmo; gruppi ineguali.
60	id.	50—60	54, 46	Coda; maggior diametro 11—13 cm	Brevi gruppi di colpi abbastanza regolari; movimenti diseguali per ampiezza; pause di lunghezza variabile.

Tabella No. 2.
Pesci della stessa specie ma di differenti dimensioni.

	Specie	Lunghezza in cm	Numero dei movimenti al minuto primo	Organo	Osservazioni
6	Xyrichthys novacula	7	192, 168	Pinna pett.	Per le osservazioni e per le dimensioni degli organi vedasi la tabella No. 1, alla quale si riferiscono i numeri segnati a sinistra della specie.
17	id.	10	124, 140, 120	id.	
22	Coris vulgaris	11	186, 204, 180	Pinna pett.	
35	id.	17	104, 144, 132	id.	
13	Balistes capriscus	9	120, 96, 102, 150, 96, 120	Pinna dorsale	
28	id.	14	84, 90, 84	id.	
3	Torpedo ocellata	7	186, 174	Natatoie	
4	id.	8	168, 156	Natatoie	
5	id.	8	120, 132	Coda	
30	id.	13	90, 96	id.	
31	id.	16	96, 102	id.	
54	id.	40—45	78, 84	id.	
55	id.	40—45	70, 78	Natatoie	
29	Trygon violaceus	14	120, 126, 114	Natatoie	
44	id.	30	66, 72, 60, 48, 54	id.	
9	Mullus barbatus	7—8	156, 168	Pinna pett.	
10	id.	7—8	144, 144, 180	Coda	
40	id.	25	84, 90	Pinna pett.	
39	id.	25	96, 102	Coda	
26	Scorpaena porcus	10—15	132, 156, 162	Coda	
49	id.	35	78, 84	id.	
34	Mugil cephalus	16—18	120, 120	Pinna pett.	
47	id.	35—40	60, 72, 78, 72	id.	
33	Trigla lyra	15	96, 84	Coda	
53	id.	42	60, 60	id.	
32	Chrysophrys aurata	15	84, 84, 78	Coda	
56	id.	45—50	48, 52, 44, 54, 60	id.	

Tabella No. 3.

Movimenti di alcuni organi di invertebrati marini.

	Specie	Lunghezza in cm	No. dei movimenti al 1'	Organo ed osservazioni
1	Palinurus vulgaris	10—15	350, 300, 280, 240	Massillipedi. La porzione mobile di essi misura negli esemplari più piccoli da 1,5 a 3 cm e cresce proporzionalmente alla lunghezza degli individui sino a giungere nei più grossi a 6—10 cm. Movimento regolarissimo, continuo ed uguale per ampiezza angolare (circa 90°); nei grossi esemplari è talora un poco meno regolare e continuo.
2	id.	20—24	224, 219, 230	
3	id.	25—30	186, 180	
4	id.	35—40	140, 136, 120	
5	id.	45	114, 126	
6	id.	55—60	36, 36	
7	id.	60	18, 20	
8	Palinurus vulgaris	15	36, 36	Zampe; nei piccoli esemplari sono lunghe da 12 a 15 cm; nei grossi esemplari si giunge sino a 30—35 cm. Quando l'animale è in riposo le zampe sulle quali non posa compiono un movimento pendolare laterale abbastanza regolare, continuato ed uguale per ampiezza (di circa 45°).
9	id.	23—24	30, 24	
10	id.	25—30	20, 23	
11	id.	38—40	15, 16	
12	id.	45	18, 18	
13	id.	55—60	18, 21	
14	Squilla mantis	14	52, 52, 56	Arti addominali, lunghi 1,5—2 cm; movimento pendolare, continuato, regolare per ritmo.
15	Palaemon xiphias	5	144, 126, 140	id.; lunghi circa 1 cm; movimento c. s. talora irregolare.
16	Pagurus striatus	5—7 cm il maggior diametro	370, 360, 320	Massillipedi, lunghi circa 1 cm; movimenti come nel Palinurus.
17	Homarus vulgaris	35	120, 102, 114	Massillipedi; lunghezza 3 cm; movimenti come per il Palinurus.
18	id.	35	21, 27, 27	Zampe; lunghe 13—14 cm; movimenti pendolari come nel Palinurus.
19	Maja squinado	6—7 cm il maggior diametro	320 e più, 330, 340	Massillipedi; movimenti come per il Palinurus; sono lunghi 1 cm circa.
20	Maja verrucosa	6—7 cm maggior diametro	350 e più, 340, 320	Massillipedi; lunghi circa 1 cm; movimenti come nel Palinurus.
21	Loligo vulgaris	12—14	174, 174, 168	Natatoie, larghe 3 cm circa; movimento ondulatorio, uguale (di 90°), regolare, continuo; qualche remittenza, rare pause.
22	id.	25—28	102, 96	Natatoie; movimento come sopra.
23	Sepia officinalis	8—10	108, 84, 96 auimale in riposo 258, 252, 228 animale che nuota	Natatoie; movimento ondulatorio; il resto come sopra.
24	Cotylorhyza borbonica	6—7 cm il maggior diametro	66, 72	Mantello; movimento continuato, regolare per ritmo ed ampiezza (80°).
25	id.	11—12	54, 60	id.

Tabella No. 4.
Frequenza dei movimenti respiratori in alcuni pesci.

	Specie	Lunghezza in cm	Numero dei movimenti respiratori al 1'	Osservazioni
1	Scorpaena porcus	6	40, 44, 40	Movimento degli opercoli branchiali, abbastanza regolare, in specie nei piccoli esemplari, per ritmo e per ampiezza.
2	id.	8	20, 18, 18	
3	id.	13	20, 18	
4	id.	15	14, 12, 14	
5	id.	29	9, 9, 9	
6	id.	38	7,5, 6, 5,5	
7	id.	60	4, 3, 4	
8	Heliases chromis	7	84, 93, 90	Movimento della bocca, regolare.
9	Trachinus draco	13	68, 64, 64	id.
10	Sargus rondeletii	15	88, 80, 80	id.
11	Trachinus draco	25	54, 58, 56	id.
12	Sargus rondeletii	25	64, 64, 60	id.
13	Lichia glauca	28	64, 68, 64	Movimento della bocca e degli opercoli branchiali.
14	Lichia glauca	30	56, 56, 54	id.
15	Uranoscopus scaber	32	38, 38, 36	id.
16	Serranus gigas	40	11, 12, 13	id.
17	id.	55	6,5, 6,5	id.

Scorrendo la prima tabella, riguardante i pesci, ed esaminando anche superficialmente le cifre riportate è facile l'accorgersi che mentre le specie di piccole dimensioni sono capaci di eseguire movimenti assai frequenti con le pinne, la coda o le natatoie ed anche movimenti di moderata frequenza, quanto più la lunghezza della specie aumenta tanto più diminuisce la capacità o la tendenza ad eseguire atti motori che si seguano con un ritmo rapido.

Così io non ho trovato nei pesci frequenze maggiori di 100 moti al 1' in individui che sorpassavano 25 cm di lunghezza; già in specie che misuravano dai 15 ai 25 cm le cifre superiori ai 100 movimenti erano rare. In individui che misurino dai 10 ai 15 cm di lunghezza si riscontrano invece con una discreta facilità delle frequenze che sorpassano i 100 moti al 1' e si spingono in qualche caso fino a 200. Nelle specie i cui individui misurano da 6 a 10 cm diviene raro incontrare delle cifre che stiano al disotto di 100 movimenti al 1' e si hanno invece dei casi nei quali si raggiunge la maggiore frequenza che io abbia osservato nei pesci, cioè quella approssimativa di circa 340 moti al 1".

Ciò dimostra che *nei pesci la frequenza dei movimenti ritmici, organizzati, degli organi di natazione aumenta in ragione inversa della lunghezza del loro corpo.*

Sui particolari di questa affermazione noi torneremo fra breve e vedremo che essa deve essere enunciata un poco diversamente.

Noterò intanto che essa forse più che per gli individui di specie diversa riesce manifesta negli individui della stessa specie ma di taglia differente. Si osservi a questo proposito la tabella No. 2 dalla quale risulta in modo assai evidente il diminuire proporzionale della frequenza dei movimenti con l'aumentare della lunghezza dei singoli individui.

Quella constatazione non vale solo per i pesci; le osservazioni che ho potuto compiere sui moti di vari organi di alcuni invertebrati marini dimostrano lo stesso fatto (tabella No. 3). Noterò sin d'ora che nell'assegnare un valore a quei dati si deve tener conto di un fattore che, come vedremo fra breve, possiede una grandissima importanza, cioè delle dimensioni degli organi esaminati; si deve quindi, specialmente nel caso degli invertebrati, dove non esiste sempre l'omologia della forma, comune ai pesci, paragonare tra loro le cifre corrispondenti ad organi presso a poco della stessa taglia.

Ricercando nella letteratura ho raccolto alcune determinazioni sulla frequenza dei movimenti animali, compiute da diversi osservatori per altro scopo ma che possono essere almeno in parte utilizzate anche per il nostro; esse dimostrano che entro limiti piuttosto ampii la stessa regola vale anche per molti altri ordini animali.

Riporterò in primo luogo a questo proposito i dati del Marey [1]) sugli insetti, raccolti col metodo grafico, e quelli del Landois [2]), raccolti seguendo il metodo acustico, determinando cioè l'altezza del tono prodotto col movimento delle ali; le cifre si riferiscono al numero delle vibrazioni delle ali al secondo.

Mosca (Musca domestica)	330
Calabrone (Bombus)	240
Ape (Apis mellifica)	190
Vespa (Vespa vulgaris)	110
Libellula	28
Farfalla del cavolo (Pieris brassicae)	9

I dati del Marey ci mostrano in primo luogo che gli insetti sono capaci di compiere un numero di movimenti delle ali straordinariamente maggiore di quanto può riscontrarsi per gli organi motori dei pesci e degli invertebrati marini. Se ora si tiene conto dei rapporti rispettivi della taglia di queste forme animali si vedrà che anche per gli insetti vale in linea generale la regola stabilita per le forme zoologiche

1) Marey, La machine animale, Paris 1878, p. 192.
2) H. Landois, Tierstimmen, Freiburg i. B. 1874, p. 141.

esaminate sinora. Ma confrontando fra loro questi pochi dati relativi alle singole specie si vedrà che anche per esse (fatta eccezione per il Bombus) quanto minori sono le dimensioni del corpo tanto più frequente è il ritmo del movimento delle ali; sembra che il Marey non abbia posta attenzione a questa circostanza.

Gli stessi resultati appariscono dalle determinazioni del Landois col metodo acustico. Egli ottenne per la zanzara (Culex annulatus) una cifra di oltre 500 vibrazioni delle ali al 1", per la Musca domestica 330—352 vibrazioni al 1", per il Bombus muscorum 220; le api farebbero 440 vibrazioni al 1" al principio della loro corsa, all'uscita dall'alveare, e 330 vibrazioni quando sono stanche; questi dati, in quanto diversificano da quelli del Marey farebbero rientrare in parte il Bombus nella regola già stabilita rispetto al rapporto fra taglia dell'animale e frequenza dei movimenti.

Riguardo poi alla differente altezza dei toni che risulta dalla vibrazione delle ali, il Landois nota che per alcuni insetti (così per il Bombus terrestris) i maschi che sono più piccoli producono un tono che è di un ottava più alta (dipende cioè da un numero di vibrazioni maggiore) di quello che si ode nelle femmine che sono più grosse.

Valgono quindi anche per i resultati del Landois le stesse osservazioni fatte per quelli del Maryy.

Assai interessanti per il nostro proposito sono alcune osservazioni del Pettigrew [1]) sugli uccelli, le quali benchè non contengano dati numerici pure riassumono nel senso della regola da me stabilita quanto si osserva rispetto al ritmo dei movimenti delle ali nel volo.

Il Pettigrew divide gli uccelli in quattro serie a seconda del volo:

1) Specie a corpo pesante e ad ali corte, che hanno un movimento rapido (Perdrix fulva, fagiano);

2) Specie a corpo leggiero e ad ali grandi che hanno un volo di frequenza moderata (Ardea cinerea, Vanellus cristatus, Strix cap.);

3) Specie a corpo pesante e ad ali lunghe e strette, che hanno un movimento decisamente lento (Albatro, pellicano);

4) Specie che occupano una posizione intermedia per rapporto alla taglia del corpo, alla dimensione delle ali ed all'energia con la quale si muovono (Faligula ferina, Treton bicincta).

I dati del Pettigrew (che egli utilizzò solo per induzioni affatto

1) T. B. Pettigrew, La locomotion chez les animaux, Paris 1874, p. 272.

speciali sul volo degli uccelli) mettono in evidenza più direttamente quanto io ho accennato per gli invertebrati marini, e cioè che le dimensioni degli organi di moto stanno non meno della taglia dell'animale in stretto rapporto con la frequenza del movimento; ma di questo mi occuperò più tardi.

I rapporti constatati per i pesci, gli invertebrati marini, gli insetti e gli uccelli, valgono verosimilmente anche per i vertebrati superiori. Io non ho compiute determinazioni numeriche ma basta rappresentarsi per un momento alla memoria l'andatura dei piccoli mammiferi a noi abituali, il topo, la cavia, per esempio, e confrontare la celerità di essa con quella del gatto, del cane e del cavallo per riconoscere subito la giustezza di quella ipotesi. Naturalmente non bisogna confondere la frequenza degli atti motori con la capacità di percorrere in uno spazio più breve di tempo un determinato tratto di terreno; la velocità nella corsa della lepre o del cervo è determinata piuttosto dall'energia dei singoli atti di deambulazione trasformati da passi in salti, che non dalla rapidità con cui questi si seguono.

Quanto ho esposto sinora riguarda più specialmente i movimenti collegati alle funzioni della vita di relazione; ma le stesse considerazioni valgono anche per quei moti dei muscoli scheletrici che stanno in rapporto con le funzioni della vita vegetativa, specialmente del respiro. Su questo proposito si possono utilizzare le molte osservazioni fatte da P. Bert [1]) sopra un considerevole numero di animali appartenenti a vari ordini di vertebrati ed invertebrati.

Dalle sue determinazioni il Bert trae la conclusione che „les animaux respirent d'autant plus vite qu'ils sont plus petits“; questo fatto sarebbe dovuto a che gli animali più piccoli presentano una maggior dispersione di calore a cagione della maggior superficie relativa del corpo, e quindi maggiori sono i bisogni della termogenesi e della ossigenazione. Ma il Bert stesso riconosce che questa spiegazione non è applicabile ai pesci: „Chez les Poissons, où la température propre est sensiblement égale à celle du milieu ambiant, cette explication est en défaut, et l'on ne peut comprendre à priori pourquoi entre deux petites Carpes, dont les volumes sont comme neuf est à un, les mouvements respiratoires sont comme onze est à un. La rapidité des mouvements généraux entraînant une consommation plus grande d'oxygène, ne paraît nullement susceptible d'expliquer ces différences énormes. Le fait n'en est, à cause de cette inconnue, que plus intéressant à signaler.“

1) P. Bert, Leçons sur la Physiol. comp. de la respiration, Paris 1870, p. 399.

Alcune ricerche che io ho compiute sui rapporti fra il ritmo respiratorio e la taglia dell'animale, confermano nei pesci le osservazioni del BERT (vedasi la tabella No. 4). Anche dalle mie cifre risulta che quel rapporto è assai stabile per ciò che riguarda individui della stessa specie ma di taglia differente (determinazioni sulla Scorpaena porcus) e meno assoluto per quello che si riferisce ad individui di specie diversa. L'esistenza di un tal rapporto nei pesci, che riusciva inesplicabile al BERT, può interpretarsi ammettendo che il maggior lavoro che si ha nei piccoli individui rispetto ai grossi (a cagione della maggior frequenza dei movimenti della coda e delle pinne) richieda un più attivo scambio gassoso; oppure si deve credere che anche per i moti del respiro valga senz'altro la stessa regola che io ho enunciata per i movimenti collegati alle funzioni della vita animale, e cioè che col maggior volume degli organi relativi diminuisca la frequenza degli atti motori. Sia l'uno o l'altro fatto che predomina, essi devono essere presi in considerazione anche per ciò che riguarda i movimenti respiratori di altri ordini di animali oltre i pesci; forse la relazione fra la frequenza dei moti del respiro e la superficie del corpo invocata dal BERT non è che uno dei fattori causali del fenomeno; ma per sciogliere definitivamente la questione occorrono nuove ricerche.

Noterò intanto che per un'altra forma di movimento connessa con le funzioni della vita organica, cioè per l'atto della masticazione, vale ugualmente la regola più volte ripetuta. Riferirò alcuni dati in proposito; i valori segnati rappresentano una media di numerose osservazioni:

Topo bianco	350	moti di masticazione al 1'
Cavia	300	"
Coniglio	240	"
Gatto	162	"
Cane (de caccia)	102	"
Bove	70	"
Cavallo	75	"

In quasi tutte le forme animali avviene non di rado che due o più organi od apparecchi esterni di moto presentino contemporaneamente movimenti ritmici continuati. La frequenza con la quale si svolgono questi atti motori è spesso assai diversa nei singoli organi, come io ho potuto osservare più volte direttamente e come risulta anche dalle tabelle riportate riguardanti i pesci e gli in-

vertebrati marini. Nei pesci i movimenti respiratori, quelli delle pinne e quelli della coda hanno per lo più una frequenza assai diversa del ritmo; lo stesso dicasi degli organi esterni di alcuni crostacei (vedasi p. es. il Palinurus). Questo fatto ci costringe a riportare sopra i singoli individui il problema da me enunciato per gli organi di individui di taglia differente, fossero essi o no della stessa specie. Quale rapporto vi è tra la frequenza dei movimenti dei vari organi di un animale e le proprietà fisiche di essi nello stato di riposo (massa, volume, etc).? La soluzione del problema nelle sue linee più generali facilmente apparisce anche dopo una osservazione superficiale dei dati raccolti; quanto più gli organi di uno stesso animale hanno minori dimensioni, di tanto maggiore è la capacità o la tendenza in essi a mostrare un ritmo più frequente dei movimenti organizzati, automatici. Si osservino a questo proposito i rapporti di frequenza che presentano i moti delle pinne e della coda nei pesci; in generale l'area delle coda è maggiore di quella delle singole pinne e minore è anche la frequenza degli atti motori. Nei crostacei vi è un rapporto anche più evidente fra massillipedi e zampe; si veda a questo proposito la tabella No. 3.

Vi sono animali di taglia considerevole con organi piccoli e capaci di movimenti assai rapidi; un bell'esempio ce l'offre la Muraena haelena, un murenoide che raggiunge la lunghezza di oltre un metro ed il peso di più chilogrammi; la cresta carnosa che essa ha sul dorso (alta da 1,5 a 2 cm) mostra di tempo in tempo, specialmente nella sua parte più vicina alla testa, un movimento ondulatorio, ritmico, talora regolarissimo, che può raggiungere la frequenza anche di 250 vibrazioni al 1'.

Questo rapporto fra il volume dell'organo e la frequenza del movimento si accorda bene col rapporto che facilmente può rilevarsi tra la frequenza del ritmo e la taglia dell'animale. Infatti quanto maggiori sono le dimensioni dei singoli individui di tanto più considerevoli sono in generale (e in una misura più rigorosa per gli individui di una stessa specie) anche le dimensioni degli organi e degli apparecchi di moto. Di guisa che il rapporto fra taglia dell'animale e frequenza dei suoi movimenti deve essere più propriamente espresso sotto la seguente forma: quanto più un organo di moto è piccolo, tanto maggiore è in generale la frequenza dei movimenti ritmici, organizzati, dei quali esso è capace.

Questa correlazione possiede una estensione così grande ad

ordini di animali differenti, ad organi ed a forme di movimenti così svariati, che ad essa può attribuirsi, nelle linee larghe e nelle modificazioni che presenta ogni fatto comune a molte specie zoologiche, il valore di una legge. Essa è di un rilievo così facile ed elementare che fu veramente grande la mia meraviglia nel non trovarla enunciata in nessuna opera di meccanica animale.

Una legge di applicazione così estesa ha naturalmente le sue eccezioni; chi limitasse le proprie osservazioni a poche specie di animali, poco dissimili fra loro per taglia, potrebbe trovare talora che organi omologhi delle stesse dimensioni fanno un numero assai diverso di movimenti e che un organo voluminoso si muove con un ritmo più frequente di un altro organo assai più piccolo. Casi simili si trovano scorrendo anche i miei dati; io non ho fatto alcuna selezione fra essi appunto perchè comparissero nei loro veri aspetti i limiti che devono attribuirsi a quella legge. Che un piccolo organo il quale sia capace di muoversi abitualmente od in date occasioni con un ritmo assai frequente possa in altre circostanze, dipendenti dalle condizioni funzionali dell'animale o dalla finalità stessa del movimento, mostrare dei moti assai lenti, questo è ovvio a comprendersi; la legge apparirà nella sua maggiore evidenza facendo molte determinazioni e tenendo conto della cifra della frequenza massima. Se per individui di specie ed ordini differenti non vi è sempre un rapporto rigorosamente esatto tra la frequenze dei movimenti di organi che tra loro sono poco lontani per le dimensioni, ciò indica che i limiti in cui quella legge si verifica sono piuttosto ampi; negli individui della stessa specie, per i quali le condizioni di vita e gli adattamenti funzionali sono comuni, essa ha vigore per limiti molto più ristretti.

Perchè gli organi più piccoli si muovono in generale con un ritmo più frequente?

È nei rapporti della massa e delle dimensioni degli apparecchi di moto con le potenze muscolari, che noi dobbiamo cercare la spiegazione del fenomeno. Prendiamo il caso di due pesci dei quali l'uno possieda delle pinne pettorali delle dimensioni uguali ad 1 e l'altro delle pinne doppie per area del primo; se ammettiamo, per facilità maggiore di computo, che le due pinne siano rappresentate da due superfici rigide e che pur essendone differente l'area la forma resti simile, e se supponiamo che esse si muovano con la stessa velocità angolare, restando l'animale immobile, noi avremo che i lavori

necessari a porre in moto le due pinne staranno fra loro come la radice quadrata della quinta potenza del rapporto delle aree; in altre parole se le aree delle due pinne sono fra loro come 1:2, i lavori stanno nella relazione di 1:5,6. Rimanendo dunque costante la frequenza del ritmo, se si ammette che essa rappresenti l'optimum funzionale della muscolatura di quegli organi, allora per muovere le pinne doppie di area occorrerano delle masse muscolari 5, 6 volte maggiori di quelle possedute dalle pinne più piccole. La proporzione è alquanto differente per ciò che riguarda il movimento delle ali, supposte anch'esse come rappresentate da due superfici rigide; ad ogni modo occorre sempre un lavoro proporzionalmente assai maggiore (rappresentato cioè da un multiplo delle aree) quanto più ampia è la superficie delle ali.

Lasciamo il caso di organi motori a massa limitata, e nei quali il lavoro viene quasi tutto utilizzato per vincere le resistenze del mezzo nel quale tali organi si muovono, e consideriamo per un momento gli apparecchi della locomozione terrestre; se prendiamo una fase del passo o della corsa, quella della escursione pendolare degli arti, noi abbiamo che qui il lavoro dei muscoli è riservato solo in piccola parte a vincere la resistenza del mezzo ambiente e che la maggior parte di esso serve a comunicare una forza viva agli organi di moto. Ora nel caso p. es. di due animali della stessa specie ma di differente grossezza nell'uno dei quali le zampe abbiano delle dimensioni uguali ad 1 ed in un secondo delle dimensioni uguali a 2, se noi supponiamo che le due serie di arti debbano muoversi con la stessa velocità angolare, i lavori necessarii a questo scopo (considerando gli arti come due cilindri che si muovano attorno ad una delle superfici parallele) staranno fra loro come le radici quadrate della quarta potenza delle masse; occorrerebbero quindi all'animale più grosso delle potenze muscolari più del doppio maggiori di quelle proprie dell'animale che possiede gli arti solo della metà più piccoli.

Per quanto le relazioni dinamiche relative allo spostamento di mobili rigidi nell'acqua o nell'aria, che io ho invocate a riguardo dei moti delle pinne, delle ali e degli apparecchi di deambulazione, non si possano applicare direttamente ai complicati ordegni di moto degli animali, esse ci lasciano comprendere però abbastanza chiaramente che fra le dimensioni degli organi locomotori ed i lavori che sarebbero necessari a muoverli con la stessa velocità angolare non esistono rapporti diretti, ma il lavoro necessario cresce sempre in ragione di un multiplo della cifra che rappresenta l'aumento nelle dimensioni degli organi stessi. Ora da alcune determinazioni già fatte nella serie zoologica noi sappiamo che mentre il peso del corpo aumenta

in ragione del cubo, la sezione trasversa dei muscoli aumenta nelle specie solo come il quadrato. Ciò dimostra che col crescere delle dimensioni degli apparecchi di moto le potenze muscolari non solo non aumentano in ragione di un multiplo di quelle dimensioni, ma invece si riducono anche al disotto della proporzione diretta; di qui una vera e propria incapacità dinamica negli animali ad organi più grossi a compiere con essi dei movimenti continuati così rapidi e della stessa ampiezza angolare, quali sono possibili nelle specie più piccole grazie al minor volume degli organi ed alla maggior potenzialità relativa degli apparecchi muscolari; di quì la ragione del rapporto inverso fra le dimensioni degli ordegni di moto e la frequenza del ritmo funzionale.

Considerando l'insieme dei dati numerici raccolti da me e di quelli che ho rinvenuto nella letteratura, si può trarre un rapporto fisso, algebrico, fra le dimensioni degli organi e la frequenza massima del ritmo dei movimenti? Per quanto la constatazione grossolana, approssimativa della legge più volte ricordata è facile altrettanto difficile è il determinare sotto l'aspetto di formole assolute i rapporti di essa; da una parte vi si oppone l'incertezza nel fissare esattamente le proprietà statiche e cinematiche dei singoli organi di moto, dall'altra parte entra in giuoco il fattore della variabilità individuale e degli adattamenti delle singole specie, che impedisce di restringere entro limiti molto angusti i rapporti numerici che esistono fra le dimensioni degli organi e la frequenza massima dei loro movimenti. Mi sembra quindi che per ora si debba conservare a quella legge i caratteri generali di molte altre leggi biologiche, le quali non si adattano facilmente ad una rappresentazione algebrica.

Il rapporto fra la taglia degli organi e la frequenza dei loro movimenti si presta più agevolmente a qualche deduzione rispetto al determinismo centrale del ritmo dei movimenti organizzati in genere. Si può dire in via generale che oltre alle condizioni funzionali dei centri nervosi e degli apparecchi muscolari, a fissare i limiti massimi della frequenza ordinaria, abituale, dei movimenti automatici (nel senso della regolazione), concorrono in prima linea le condizioni fisiche (massa, forma) degli ordegni di moto; è una vera e propria correlazione che si stabilisce fra il lavoro necessario a muovere l'organo ed il numero delle scariche centrifughe dei centri nervosi nell'unità di tempo.

Ma a questo proposito noi possiamo trarre un'altra deduzione; noi abbiamo veduto che individui della stessa specie ma di taglia differente mostrano un numero abituale di movimenti inversamente

proporzionale alle dimensioni degli organi di moto; le differenze che si osservano sono in alcuni casi assai notevoli, come risulta anche dalle cifre riportate nella tabella No. 2. Ciò indica che col variare della età (perchè si deve ammettere che almeno la maggior parte degli esemplari piccoli della stessa specie è rappresentata da individui più giovani) e col modificarsi delle condizioni statiche degli organi si stabilisce un successivo adattamento dei centri nervosi alle nuove condizioni meccaniche di quelli, adattamento che comprende anche una modificazione nel ritmo nutritivo di essi durante lo stato di attività e che si palesa con il variare della frequenza del ritmo funzionale.

Nuove osservazioni estese ad altri ordini di animali e sopra altre particolarità dei rapporti fra le condizioni fisiche degli organi in riposo e le caratteristiche del loro movimento porteranno probabilmente nuove constatazioni non meno interessanti, sia riguardo alla meccanica dei moti animali, sia riguardo al determinismo nervoso centrale di essi. Stimo intanto non inutile l'aver fissata l'attenzione su di un legge la cui conoscenza può spianar la via e fornire l'indirizzo ad ulteriori indagini.

On morphological changes in exhausted ganglion cells.

By Gordon Holmes, M. B.

(Aus dem Senckenberg'schen Laboratorium Frankfurt a. M.)

With 5 Figures.

(Der Redaktion zugegangen am 18. Dezember 1902.)

So many publications on the morphology of nerve cells in various physiological and pathological conditions have appeared since Nissl's method has made it possible to clearly demonstrate part of their internal structure, that, were the specimens which I have had at my disposal not exceptionally interesting, in that they represent successive stages of carefully observed physiological experiments, I would hardly feel justified in describing them.

They are the central nervous systems of some of the frogs used by Professor Verworn in his experiments on the life-processes of the cells of the central nervous system, which are described in his paper „Ermüdung, Erschöpfung und Erholung der nervösen Centra des Rückenmarkes“ [1]).

From his experiments Verworn concludes, that what is generally called „fatigue“ is produced by accumulation of products of metabolism which have a paralysing action, and that „exhaustion“ on the other hand is due to want of nutritive material, and in its earlier stages, of oxygen alone.

The accumulation of such products of metabolism causes a complete paralysis before the oxygen of the reserve material is exhausted. The lack of oxygen produces the same result, but definite paralysis appears earlier.

The physiological experiments, which were carried out by Dr. Morawitz, consisted in the administration of weak doses of strychnine

1) Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1900, Supplementband.

to frogs, in order to increase the irritability of the spinal reflex centres by action of the poison on the sensory elements of the cord, since according to VERWORN's[1]) earlier results and those of his pupil BAGLIONI, strychnine has no specific action on the motor cells of the ventral horns. The spasms which appear soon after the injection of strychnine rapidly lose their tetanic character and gradually give way to single contractions, while the pauses which separate these, become longer and longer. Simultaneously the reflex response to continuous stimulation of any area of the skin becomes progressively less, and is finally quite lost, so that a rest is needed till it can again reach its normal level. But finally it is no longer possible to elicit reflex contractions from the skin. The frog, however, is by no means dead, for if, even when this stage is reached, a canula is bound in the aorta and the blood replaced by a physiological salt solution containing a high percentage of strychnine the tetanic spasms reappear, and even though the irritability again disappears when this artificial circulation is interrupted, it returns when it is restarted.

This paralysis cannot be attributed to the action of the poison, for the salt solution also contains strychnine, but can only be due to deficient circulation, since this alone has changed, and must be, to a certain degree, a result of the accumulation of metabolic products, which had not been sufficiently rapidly removed owing to paralysis of the heart, and consequent stopage of the blood flow.

But this artificial circulation of oxygen-free salt solution can effect only a partial and temporary recovery, and complete absence of irritability finally supervenes when the oxygen-supply of the cell is totally consumed. On the other hand complete recovery follows the intravenous injection of a salt solution which contains oxygen as well as strychnine, and under these conditions the experiment can be continued for hours. But finally complete exhaustion results, that is when by supply of oxygen without other nutritive stuff, all organic material which is capable of oxydation, has been removed in the form of CO_2 and H_2O.

The animal can then, even by further supply of blood, be no longer kept alive, for the living substance of its nerve cells has owing to the complete consumption of its oxydisable organic material, finally and completely lost its power restitution.

The question then naturally arose, whether any morphological change could be found constantly associating with these conditions

1) Zur Kenntnis der physiologischen Wirkungen des Strychnins. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1900.

and that one cord might be subjected to a thorough microscopical examination, it was sent to Professor EDINGER, who very kindly placed it at my disposal.

I am very much indebted to Professor VERWORN for having very kindly furnished me with the nervous systems of several frogs from the intermediate stages of his experiments, and for having had control experiments made in his laboratory for me by Dr. MORAWITZ under the same conditions as were the original.

My material thus obtained consisted of the central nervous systems of about twenty frogs killed in ten different stages of the experiment; one animal so treated lived $11^1/_2$ hours, others for shorter periods, viz, till the appearance of tetanic spasms, $^1/_2$, $1^1/_2$, 2, $2^1/_2$, $3^1/_2$, $5^1/_4$, $8^1/_2$ and $9^1/_2$ hours. Some of the stages were represented by two or more specimens.

I received the spinal cords after they had been fixed in ZENKER's fluid, and hardened in increasing higher percentages of alcohol. I have relied entirely upon NISSL's method in examining them, but to as far as possible exclude technical and accidental errors, the sections, which were cut from unembedded pieces, as well as from paraffin and celloidine blocks, were stained with toluidin blue and thionin, as well as by NISSL's own method. I found it difficult to stain such small pieces as the cross section of a frog's cord by the latter method, as they were almost always lost in heating the stain-fluid, and so adopted the device of mounting them on wooden blocks, surrounded by celloidin, which being cut with the sections increases the size of the objects to be manipulated. As the celloidin does not penetrate into the tissue if the cord be but for a moment immersed in it, it cannot interfere with the staining process.

The most marked changes were found in the large motor cells of the ventral columns, so these will be first described.

The clumps of tigroid in these anterior cornual cells of a normal frogs cord (Fig. 1) are not relatively quite so large nor so closely packed together as in the corresponding cells of mammals, but as there they tend to be arranged in the cell body more or less parallel to the margin of the nucleus, and to lie in the dendrites longitudinally and more regularly. A large triangular or pyramidal-shaped mass frequently lies on one border of the nucleus and similar large clumps are constantly met with at the branching of the dendrites. The nucleus is as a rule, situated in the centre of the cell, and contains a fine regular chromatin network in which the nucleolus lies.

The specimens of the earliest stage were from animals which

had been killed as soon as spasms appeared after the administration of strychnine. In these the anterior cornual cells present no striking difference from the normal, though the nuclei of some appear slightly enlarged, and the tigroid-clumps rather darkly stained; and some perhaps slightly swollen, especially those in the periphery of the cell.

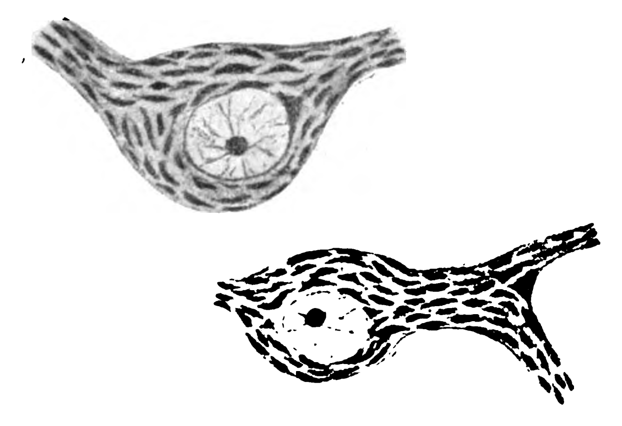


Fig. 1.

The second stage is represented by the nervous systems of frogs, whose blood had been replaced by oxgen-free salt solution when symptoms of fatigue resulting from strychnine poisoning had appeared, and which had lived half an hour under this artificial circulation. The nucleus of many of the cells is distinctly enlarged and sometimes slightly excentric in position, but ils chromatin remains unchanged, though the nucleolus may be slightly larger than normal The clumps of tigroid appear relatively paler stained than in specimens from the previous stage, due in part to the fact that the protoplasm is rather diffusely coloured; but the chief change is the presence of abnormally large masses of stainable substance close to the periphery of the cell. These clumps are composed of relatively large granules, and so have an irregular and ragged appearance under high magnification. Such masses are only present in the cell body, the tigroid of the dendrites remaining unaffected.

These changes are more pronounced in animals which had lived $1^1/_2$ hours with an artificial circulation of saline solution containing oxygen. The cell-body stains more diffusely, especially in the neighbourhood of the nucleus, and has a dusty or finely granular appearance. The peripheral masses of tigroid are considerably larger and more

irregular, and few normal clumps remain in the central part of the cell. The nucleus is generally distinctly swollen and often slightly excentric, and its chromatin network frequently appears somewhat disorganised. The nucleolus too, often lies excentric in the nucleus, as a rule towards the centre of the cell, though sometimes close to its periphery. The dendrites are stained somewhat darker than is natural and are consequently visible for a greater length, but the arrangement and the staining properties of the tigroid they contain hardly deviates from the normal.

The lesions are slightly more intense in the cords of animals, which had been subjected to the same treatment for two hours (Fig. 2). The cell body is often definitely enlarged, and has a more rounded contour, and the increase in size and the excentric position of the nucleus is more evident. Those strands of the chromatin-net which connect the excentric nucleolus with the nearest point of nuclear membrane may appear fairly normal while the rest is only represented by coarse granules, giving the impression that some of the chromatin strands had been mechanically torn by the increase in size of the nucleus. The amount of tigroid in the dendrites is slightly diminished, but few clumps with normal arrangement are found in the body of the cell, and the whole cell with its processes is stained diffusely and abnormally dark.

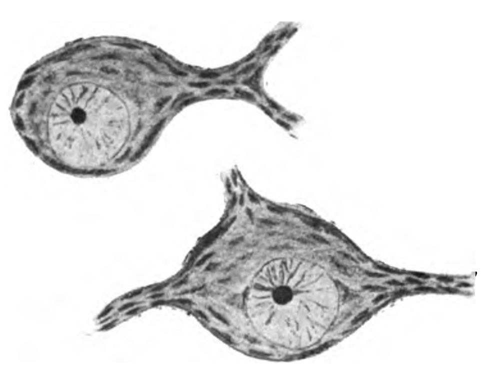


Fig. 2.

When the artificial circulation had been maintained for $2^1/_2$ hours, the swollen cell stains more homogenously, or has a finely granular appearance, and excepting the peripheral masses, normal clumps of tigroid are only present in the dendrites. The nucleus and nucleolus are both distinctly enlarged.

When the experiment had been extended to $3^1/_2$ hours, the cells and their dendrites are more homogenously coloured, and contain less stainable substance. The nuclei are distinctly large and often excentric. The nucleoli also generally appear swollen, though in most cells they stain as intensely as in normal specimens. The peri-

pheral masses of tigroid are scarcely so large as in the previous stage, and frequently only a narrow clump separates the nucleus from the cell wall.

The next stage, I have had, is from an animal which lived $5^{1}/_{4}$ hours, the conditions of the cells differ but little from that of those last described, but clumps of tigroid of normal size are practically only present in the dendrites (Fig. 3). Those large and irregular peripheral masses which formed such a prominent feature of sections from earlier stages, are either much smaller or have completely disappeared. The nucleus of some cells has become so excentric that it causes the cell-wall to bulge, and vacuoles are occasionally seen in the protoplasm of the cells.

In specimens from animals in whom an oxygenated normal salt solution containing a considerable amount of strychnine in solution was kept more or less continuously in circulation for

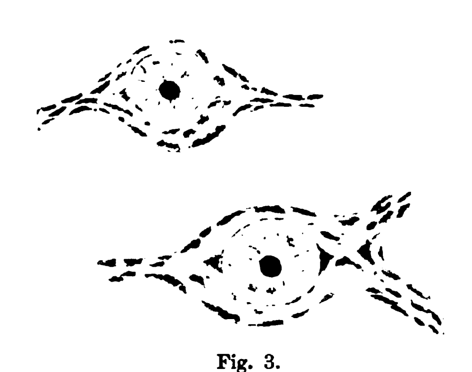


Fig. 3.

Fig. 4.

$8^{1}/_{2}$ and $9^{1}/_{2}$ hours (Fig. 4), the cells are quite diffusely or homogenously stained, and are at the same time distinctly paler than in similarly treated preparations from earlier stages. Even the dendrites contain but few clumps of tigroid, and practically none remains in the cell body. The swollen nuclei are dusty or finely granular and are stained almost as intensely as the protoplasm of the cell. Their chromatin net work is generally completely disorganised, and the nucleoli are faintly coloured. The nuclei may bulge out the cell-wall so far as to form distinct herniae.

In the latest stage, which I have had—from an $11^1/_2$ hour specimen (Fig. 5), the swollen nucleus occupies the greater part of the cell. The latter is dusty or almost quite homogenous and is more palely tinted than in any previous stage. Practically no stainable. substance remains, even the large peripheral clumps having completely disappeared from the greater number of the cells. The excentric nucleus may frequently be seen forming hernia-like protrusions of the cell wall or even breaking out of the cell, while some cells are only represented by a finely granular mass without a trace of nucleus or nucleolus. The latter appearance may undoubtedly be due to an oblique or superficial plane of section, but when successive sections of a complete series are examined, it is evident that this explanation cannot be applicable to all such pictures. Further I have seen nucleoli lying beside but distinctly outside a collapsed cell, in the mouth, as it were, of the ruptured nucleus, indeed different stages of this process of disintegration could be observed in almost every suitable section.



Fig. 5.

These changes which have been described consist of two distinct processes. The one is the change in arrangement and amount of tigroid in the cells; the other concerns the nucleus and the reaction of the protoplasm of the cell to the altered conditions of its life.

In the earliest stages the first process is represented by the formation of irregular masses of stainable substance in the periphery of the cell. and the gradual disappearance of normal clumps, at first

centrally round the margin of the nucleus, and finally from the whole cell-body and dendrites. At the same time the cells are more darkly and homogenously stained or have a finely granular appearance; while later the protoplasm is less strongly tinted and considerably reduced in amount. This change is generally known under the name of chromatolysis, and is recognised as a reparable process. It has been described in various and different conditions, but its significance other than that it is a vital reaction of the element to altered physiological and to pathological states, cannot be definitely stated though undoubtedly none of the forms under which it appears is pathognomic of the cause which brings it about. It has, however, no great significance for the further life of the cell, which may recover and regain the normal state from its severest forms.

The other change consists in enlargement and frequently excentric position of the nucleus in the cells. The nucleolus is often slightly increased in size and the network of nuclear chromatin partly broken up. I have frequently seen the latter normal between the nucleolus and that part of the nuclear membrane nearest to it, when in other parts of the nucleus it is only represented by irregularly scattered granules of stainable substance. This picture seems to be due to mechanical rupture of some of its strands owing to an increase in size of the nucleus, while those which remain normal hold the nucleolus in position. All the chromatin has generally disappeared in the latest stages. The nucleus then stains almost as deeply as the protoplasm of the cell, its membrane loses its regular contour, and becoming excentric it may bulge out the cell wall. Finally the nucleus may burst through the wall of the cell, the nucleolus be extruded, and the cell is then only represented by a palely stained and finely granular mass of protoplasm. This stage signifies complete and irreparable degeneration for the cell has lost its nucleus which is indispensable for its further life.

The literature on the pathology of the nerve-cell is so huge that it is impossible to review it in the limits of this paper, and besides it has been so fully brought together and abstracted in several reviews during the past few years, that it is unnecessary to attempt to do more now than to refer below to a few of the more important papers which deal with the morphology of the cell under conditions which may be active in the causation of the changes described above.

There are three causes to which these changes could be attributed:

1) to a primary toxic, chemical, or physical action of the strychnine; 2) to an osmotic action of the artificial circulation and 3) to

the exhaustion of the nerve cells through the overwork and deficient nutrition to which they had been subjected; and so it is necessary to determine to which they are due, and if to more than one the proportional value of each factor.

1. At first there seemed to be an insuperable difficulty in attempting to differentiate the part which strychnine plays in their causation, as when it is experimentally administered in doses sufficient to bring about any evident change, it would occasion the accomplishment of an excessive amount of overwork in the nervous system, and to this any changes found in the cells after its administration might be attributed. That overwork is the more important factor appears probable from the work of VERWORN [1]) and BAGLIONI, whose results point to the conclusion that strychnine has no specific action on the lower motor neurones, as has been till lately generally accepted, but affects exclusively the sensory elements of the cord, and so increases the irritability of the skin-muscle reflex arc, and consequently the amount of that response to centripal impulses contributed by the activity of the ventral cornual cells.

This alkaloid has been extensively used by those who have studied the histology of the nerve-cell in states of experimental poisoning, but there is no complete agreement between the results of the different workers, probably due to the different ways in which it has been administered by them. NISSL [2]) for instance found in the motor spinal cells of the rabbit after subacute maximal poisoning the tigroid abnormally intensively stained, the protoplasm deeply tinted, and concentration of the clumps towards the centre of the cell, but with little deviation from their normal arrangement, though in the periphery and dendrites they were somewhat scarcer and partly broken up.

GOLDSCHEIDER and FLATAU [3]) found three minutes after the subcutaneous injection of a single large dose, the tigroid normal, but some enlargement of the nucleolus in many cells. After twelve minutes the tigroid clumps were slightly disorganised and often swollen. In their experiments with frequently repeated small doses, the same changes were present but considerably severer. They found that the changes in the nucleolus always proceed those of the tigroid, and disappear later in recovery.

---

1) l. c.
2) NISSL, Allgem. Zeitschrift f. Psychiatrie, Bd. 48.
3) GOLDSCHEIDER u. FLATAU, Anatomie der Nervenzellen, Berlin 1898.

Dehio[1]) saw the tigroid abnormally darkly stained and partly broken up into fine granules in acute poisoning, and Marinesco[2]) described enlargement of the nucleus.

These descriptions from specimens obtained by administration of strychnine in different ways, are so divergent, that it is difficult to compare my results with the changes found after pure strychnine poisoning. In the first place the changes, which I have found, in the spinal motor cells of animals, which had lived over five hours under the experimental conditions, are incomparably severer. This might be attributed to the larger amount of poison administered, which was made possible by an artificial circulation, as otherwise the animal dies from heart paralysis soon after the injection of a much smaller dose. But on the other hand the pronounced central chromatolysis and such severe nuclear changes have not been mentioned by previous workers.

In the earliest stages, the changes resemble those described by Goldscheider and Flatau after acute poisoning rather than the central concentration of tigroid described by Nissl after subacute maximal poisoning. I am inclined to regard the early intense staining properties of the tigroid as due to the increased power of oxydation which this drug gives the tissues, and the later and severer changes as a result of overwork of the neurone, supporting this view on the physiological results of Verworn and Baglioni that strychnine has no direct specific action on the motor spinal cell as several narcotics (alcohol, chloroform) have, and on the difference between the morphological changes I have found, and those described by previous workers after strychnine poisoning alone.

Such theoretical and indirect arguments are, however, unsatisfactory in explaining the causation of definite morphological changes associated with important and interesting physiological states. Further experiments, however, make it possible to more fully determine the exact part strychnine plays in their production.

Kunde[3]), and later Luchsinger[4]) and others, have found that strychnine, when administered in large doses, constantly produces severer tetanic convulsions the higher the temperature is below a certain maximum, and that even doses fatal at the ordinary tempe-

1) Dehio, Centralblatt f. Nervenheilkunde u. Psychiatrie, 1895.

2) Marinesco, Rivista di Patol. nerv. e ment., 1896.

3) Kunde, Verhandlungen d. physik.-medizin. Gesellschaft in Würzburg, 1859.

4) Luchsinger, Physiologische Studien, Leipzig 1882.

rature may produce no apparent effect if the animal is kept in ice-cold water, though spasms at once occur if the temperature be raised. In this way strychnine may circulate for a considerable time in the body and not produce any overwork of the nervous system, and so the relative effects of the drug and the reflex irritability it produces, may be differentiated from one another.

To do so the lethal dose of the drug for a frog of a certain weight was determined, and double this dose was administrated to a similar animal, which was then at once thrown into a vessel of ice and water, and so placed, that light and sound stimuli could be as far as possible excluded. No spasms occurred in an animal so treated, though the drug was un doubtedly incirculation in the body, but if it were for a few moments held in the hand, typical tetanic convulsions appeared. In this way it was possible to keep a frog alive for over 6 hours without the appearance of spasms, though double the lethal dose of strychnine was in continuous circulation in its blood vessels. Slow and sluggish moments with perhaps slight rigidity towards the end of this time, were the only abnormal features displayed.

The anterior cornual cells of the spinal cord of this specimen were on histological examination found almost quite natural, slight paleness of the tigroid being the only deviation from the normal, and even this was very indefinite and uncertain.

From this experiment we may there conclude that strychnine when disassociated from its usual accompaniment — tetanic convulsions — produces no morphological change in the cells of the spinal cord, and thus cannot be a factor, through any chemical or physical property it may possess, in the production of the changes described in fatigued and exhausted ganglion cells; and that those changes described by others in strychnine poisoning must be due to the accompanying overwork, and their lesser intensity may be explained by the shorter duration of the toxic symptoms, and the ability of the cell to continuously repair and replace from a nutritive circulation that part of its protoplasm consumed in active metabolism.

2. Although physiological salt solution has the same osmotic properties as blood, it seemed advisable to exclude by further experiment the possibility of such an action of the solution by which the blood was replaced. To do so the cords of frogs were examined in which an artificial circulation of an oxygen-free salt solution had

been for some hours maintained. I am especially indebted to Herrn Professor Verworn who had at my request two such suitable experiments carried out in his laboratory for me by Herrn Dr. Morawitz. In the one the artificial circulation was kept up for eight hours with short pauses, as in the original experiments, and in a second for six hours during five of which there was no interruption. Sections made from each of these cords were stained with methylene blue and treated exactly as the earlier specimens. As no marked difference between the appearances of the cells of these two cords was found, a single description may suffice.

The contour and size of the cells were in each case about normal, but the whole cell body was rather diffusely stained and had a dusty appearance. The tigroid was always fairly well preserved though often too palely tinted, and under high magnification appeared more granular than usual. In some cells the nuclei were distinctly enlarged but almost invariably central in the cell. The nucleolus was generally unchanged, but the chromatin of the nucleus often seemed rarified.

Thus we find slight definite changes consisting of a slight degree of rarification and disintegration of the chromatophile substance and slight enlargement of the nucleus present, where neither strychnine nor overwork could have produced them. But these changes cannot at once be attributed to a direct action of the saline solution, which, were it so, must necessarily be regarded as a factor in the causation of the changes found in the exhausted ganglion cells, for even though the artificial circulation possesses some of the physical properties of blood, the cells are unable to extract such material from it, as is requisite in compensating the katabolic loss essentially associated with life. These changes may then be due to starvation of the elements, and as they are relatively slight as compared with the state of the exhausted cells from animals in which the experiment had been prolonged for the same period we can conclude that *the salt solution most played quite an unimportant part in the causation of the changes above described in exhausted ganglion cells.*

3. We must now take up the consideration of the third possible factor, overwork due to the increased reflex excitability produced by the strychnine, associated with deficient nutrition.

The different morphological appearances of motor cells in the functional states of rest and activity, have been so extensively studied since Hodge first drew attention to them, that a few of the chief results must be referred to here.

HODGE[1]) found the nuclei of fatigued cells diminished in size and with irregular contours, while the protoplasm of the cells was also shrunken and more feebly stained.

LUGARO[2]) working with NISSL's method describes turgescence of the protoplasm in states of cellular activity, and in fatigue diminution in size of both the cell-body and nucleus; the tigroid undergoes a slow increase in amount in the earlier phases of activity, but later is diminished and more diffuse MANN[3]) also found the nucleus and cell-body becoming enlarged in the earlier stages of activity, and in fatigue a progressive diminution in bulk of both the whole cell and its nucleus, with gradual disintegration and finally partial or complete disappearance of the tigroid. PUGNAT[4]) and others obtained very similar results, though NISSL[5]) has failed to find such marked changes.

Though the results obtained by these different works are not quite in complete agreement, the majority now believe that activity of the neurone is associated with an increase in volume of the cell and a diminution of its chromatophile substance, and that fatigue is characterised by a diminution in size of the cell and of its nucleus, and poverty of the stainable substance.

The diminution of the tigroid is generally looked upon as the essential feature, and regarded as due to utilisation by the active structures (neurofibrils) of the substance necessary for their function, or to the disappearance of a kinetoplasm whose potential energy is converted through its dissolution in activity into the kinetic energy of nerve discharge. The more generally accepted significance of the tigroid as a nutritive material seems to be better compatible with its diminution or absence, as I have above described, in exhausted ganglion cells, that is, in cells which a further supply of oxygen does not again make capable of work. The significance of the nuclear change is more obscure. As the nucleus is an essentially vital part of the cell, and that without which function were impossible, it is natural that it should be morphologically represented in functional states, and so its enlargement in the active cells, is best explained. The dissolution of its chromatin may at first be due to mechanical rupture consequent on enlargement of the nucleus, while in the later stages it too may be used up in functional

1) HODGE, Amer. Journ. of Psychol., 1889. — Journ. of Morphol., 1892.
2) LUGARO, Sperimentale, Vol. 69.
3) MANN, Journal of Anatomy and Physiology, 1894.
4) PUGNAT, Bibliographie anatomique, 1902.
5) NISSL, Allg. Zeitschr. f. Psychiatr., Bd. 54.

activity. The final bursting of the nucleus through the cell-wall is undoubtedly a degenerative phenomenon indicating the death of the cell on complete exhaustion of its nutritive material, and its inability to replace it. A similar extrusion of the nucleus has been described by VAN GEHUCHTEN [1]) and others after section of the axis-cylinder, but this cause can be at once excluded from my specimens, as it was observed that muscular contraction could be still effected by stimulation of the nerve when the skin reflex was lost.

As osmosis and any direct action of the strychnine — the only other possible factors — excluded from, have already been or at least relegated to a relatively insignificant rôle, in the causation of the changes I have found in the exhausted nerve-cells of Professor VERWORN's specimens, it is permissable, quite independent of the somewhat similar results obtained by others, to conclude that overwork when associated with deficient nutrition can bring about severe morphological changes in, and finally even irreparable degeneration of nerve-cells subjected to its influence.

The fact that such degeneration may be caused by overwork (stress) when nutritive material cannot be replaced or is not supplied in sufficient bulk, is not of only theoretical interest; for this association may also be present in certain non-experimental states, and may there undoubtedly, if the conclusions from VERWORN's experiments are applicable, cause pathological change. Though such excessive work and nutritional deficiency as were found together in these experiments, could scarcely be simultaneously present in non-experimental conditions, the conclusions deducible from the experiments are still applicable to mammals, for the cell life of warm-blooded animals is infinitely more intense than in the frog, and the nerve-cell is much more dependent on a constant supply of nutrition, as EHRLICH and BRIEGER's [2]) experimental ligature of the aorta demonstrated.

EDINGER [3]) has long ago drawn attention to the clinical importance of the exhaustion of the nerve-cells and ascribes certain degenerative diseases of the nervous system, and especially tabes dorsalis, to the effect of overwork of certain parts of the functional tissue, when in a state of nutritional deficiency.

---

1) VAN GEHUCHTEN, La Cellule, 1897.

2) Zeitschrift für klinische Medizin, Bd. 7, 1884,

3) EDINGER, VOLKMANN's Samml. klin. Vortr., N. F. No. 106. — EDINGER u. HELBING, Kongreß f. innere Medizin, 1898.

Zur Kenntnis der Galvanotaxis.

Von Dr. HANS WALLENGREN,
Docent an der Universität Lund.
(Aus dem physiologischen Institute der Universität Lund.)

Mit 14 Abbildungen.

(Der Redaktion zugegangen am 16. Dezember 1902.)

II. Eine Analyse der Galvanotaxis bei Spirostomum.

Das Verhalten des Spirostomums gegen den galvanischen Strom ist zuerst von VERWORN[1]), danach von PEARL[2]) und PÜTTER[3]) untersucht worden. In seiner Abhandlung über die Zerfließungserscheinungen der ciliaten Infusorien hat in letzter Zeit K. KÖLSCH[4]) auch einige Beobachtungen über die Galvanotaxis dieses Infusors mitgeteilt.

VERWORN (Sp. ambiguum) zeigte, daß bei Schließung des konstanten Stromes alle Individuen plötzlich zusammenzucken, um sich wieder zu strecken und danach langsam Biegungen und Krümmungen mit ihrem langen, wurmartigen Körper auszuführen. Unter diesen schlängelnden Bewegungen stellen sie sich mit ihrer Körperachse transversal zur Stromrichtung ein und verharren in dieser Stellung, solange der Strom geschlossen ist. Zwar können sie durch Drehungen des Körpers aus dieser Achsenstellung abweichen, aber wenn sie hierbei zufällig wieder in die Richtung des Stromes

1) Untersuchungen über die polare Erregung der lebendigen Substanz durch den konstanten Strom. PFLÜGER's Arch., Bd. 62, 1896, p. 445—448.

2) Studies on electrotaxis. I. On the reactions of certain Infusoria to the electric current. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 4, 1901.

3) Studien über Thigmotaxis bei Protisten. Arch. f. Anat. u. Physiol., Suppl., 1900, p. 264—266.

4) Zool. Jahrb., Anat. Abt., Bd. 16, 1902, p. 405—407.

kommen, so tritt sofort wieder eine neue Zuckung ein und die Infusorien nehmen wieder ihre senkrechte Stellung zum Strom ein.

Um dieses Verhalten des Spirostomums zu erklären, nahm VERWORN an, daß es sich hier um eine bipolare kontraktorische Erregung des Zellkörpers handelte, eine Vermutung, die er durch den Umstand gestützt sah, daß ein starker Strom einen körnigen Zerfall sowohl am anodischen als am kathodischen Körperende hervorrief. Infolge dieser Anschauung, welche mit der damaligen Kenntnis der galvanotaktischen Erscheinungen in völligem Einklang stand, stellte VERWORN für Spirostomum eine specielle Galvanotaxisart auf, die transversale Galvanotaxis.

PEARL (Sp. ambiguum) hat die Angaben VERWORN's hinsichtlich der Achseneinstellung des Spirostomums völlig bestätigt. Er teilt aber auch Beobachtungen über die Wimperstellung bei den galvanisch gereizten Individuen mit. Die Wimpern werden bei Spirostomum auf dieselbe Weise wie bei den kathodisch galvanotaktischen Ciliaten erregt. Die Wimperbewegung ist sehr lebhaft, solange die Tiere parallel zum Strom liegen, sobald sie aber eine transversale Lage eingenommen haben, wird die Cilienbewegung sehr langsam und hört zuletzt entweder auf beiden Seiten oder nur auf der kathodischen Seite ganz auf. In dieser Lage wird nach PEARL Spirostomum paralysiert.

In seiner Arbeit über die Thigmotaxis bei den Protisten hat PÜTTER das Verhalten des Spirostomum teres zum galvanischen Strom auch berücksichtigt. Was die Achseneinstellung betrifft, stimmen die Angaben PÜTTER's völlig mit denen VERWORN's überein, in der Deutung der Ursachen dieser Erscheinung weicht aber PÜTTER von VERWORN ab. Durch seine sorgfältigen Untersuchungen über die Thigmotaxis sowohl bei diesem Infusor als bei vielen anderen kommt PÜTTER nämlich zu der Annahme, daß die transversale Galvanotaxis eine Interferenzerscheinung der kathodischen Galvanotaxis und der Thigmotaxis ist.

K. KÖLSCH (Sp. ambiguum) hat in letzter Zeit ebenfalls einige Angaben über die Galvanotaxis dieses Infusors mitgeteilt. Wenn man ein mit seiner Längsachse in der Stromrichtung orientiertes Tier durch Einwirkung eines starken Stromes auf Paramaecium-Größe einschmelzen läßt und, nachdem es sich einige Zeit erholt, wieder den Strom schließt, so zeigt sich, daß das verkürzte Spirostomum nach der Kathode schwimmt. Wie PEARL hat auch KÖLSCH dieselbe polare Wimperstellung wie bei Paramaecium gefunden. Aus seinen Beobachtungen schließt KÖLSCH,

daß die transversale Galvanotaxis VERWORN's nichts weiter zu sein scheint als eine von der Größe und außerordentlichen Biegsamkeit des Spirostomums abhängige Funktion.

Fassen wir die erwähnten Ansichten der verschiedenen Verfasser über die Ursache der transversalen Achseneinstellung kurz zusammen, so finden wir, daß VERWORN und PEARL eine transversale Galvanotaxisart annehmen. VERWORN[1]) will sie durch Annahme einer bipolaren kontraktorischen Erregung und PEARL durch eine paralysierende Einwirkung des Stromes auf Spirostomum in transversaler Lage erklären. PÜTTER sieht in der transversalen Galvanotaxis nur eine Interferenzerscheinung der kathodischen Galvanotaxis mit der Thigmotaxis, während KÖLSCH hervorhebt, daß die transversale Galvanotaxis durch die Größe und Biegsamkeit dieses Infusors hervorgerufen wird.

Da die Ansichten über die Galvanotaxis bei Spirostomum so weit voneinander abweichen, scheint mir ein Versuch, diese Erscheinungen näher zu analysieren, von Interesse zu sein. Als ich im vorigen Herbst im Wasser aus einem kleinen Teich im botanischen Garten zu Lund eine sehr reiche Kultur von Spirostomum ambiguum und teres bekam, benutzte ich daher die Gelegenheit, die galvanotaktischen Erscheinungen bei diesen Infusorien näher zu untersuchen. Bevor ich zu meinen Untersuchungen über diese Frage übergehen kann, ist es aber nötig, einige Notizen über die Schwimmbewegung und Drehungen dieser Infusorien in ihrem vom galvanischen Strom unbeeinflußten Zustande mitzuteilen. Denn wie ich in einer früheren Arbeit[2]) gezeigt habe, ist es, um die Galvanotaxis eines Infusors zu erklären, von allergrößter Bedeutung, den Bewegungs- und Drehungsmechanismus des betreffenden Infusors in unbeeinflußtem Zustande näher kennen zu lernen. Wie schon aus

---

1) In seiner letzten Ausgabe der „Allgemeinen Physiologie“ sagt VERWORN: Wie PÜTTER gezeigt hat, ist diese eigentümliche transversale Galvanotaxis wenigstens bei den hypotrichen Infusorien nur eine Interferenzerscheinung der Galvanotaxis mit der Thigmotaxis und kommt dadurch zu stande, daß gewisse Wimpergruppen, die für die Ortsbewegung wichtig sind, durch den Kontaktreiz in bestimmter Weise beeinflußt werden (p. 481).

2) Zur Kenntnis der Galvanotaxis. I. Die anodische Galvanotaxis. Diese Zeitschr., Bd. 2, Heft 2, 1902.



den Beobachtungen früherer Verfasser bervorgeht und wie ich auch gefunden habe, verhalten sich die beiden Spirostomum-Arten zum galvanischen Strom völlig übereinstimmend. Wir können infolgedessen unsere Untersuchung auf Spirostomum ambiguum allein beschränken. Diese Art ist ja die größte und somit auch für Beobachtungen am meisten geeignet.

Die Bewegungen und die Drehungen des Spirostomums in unbeeinflußtem Zustande.

Das stark biegsame Spirostomum ist, wie bekannt, ein heterotriches Infusor von einer sehr langen, wurmartigen Körperform und kann die beträchtliche Länge von 2—3 mm erreichen. Die Peristomrinne mit ihren ziemlich kräftigen Membranellen erstreckt sich sehr weit nach hinten, gewöhnlich bedeutend über die Körpermitte (Fig. 1). Die Körperstreifen ziehen langschraubig vom

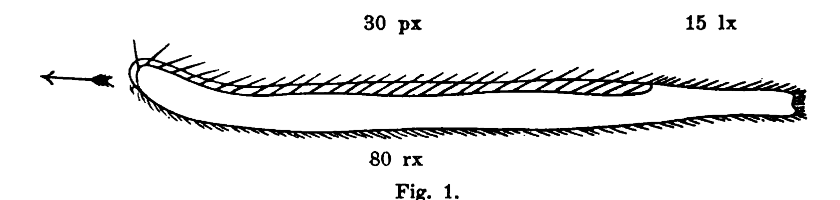


Fig. 1.

vorderen zum hinteren Körperende. Im Ektoplasma liegen auch langschraubig verlaufende feine Myoneme, durch deren Kontraktion der Körper blitzschnell schraubenförmig zusammenschnellen kann. Das Hinterende des Körpers ist stark abgeplattet, während der übrige Körper cylindrisch ist. Besonders die Hinterpolwimpern sind, wie Pütter gezeigt hat, stark thigmotaktisch, aber auch die übrigen Körperwimpern können bisweilen thigmotaktisch beeinflußt werden.

Bringt man eine Wassermenge mit zahlreichen Spirostomen in das Mikroaquarium, so sieht man, sobald sie sich von dem durch das Ueberführen verursachten Reizzustande erholt haben, daß die meisten sich binnen kurzem an dem Boden sammeln, um sich da mit ihrem hinteren Körperende thigmotaktisch zu fixieren. Einige schwimmen aber noch in den oberen und mittleren Wasserschichten frei herum. Die Bewegungen dieser frei schwimmenden Individuen wollen wir zuerst verfolgen. Sie schwimmen entweder geradlinig vorwärts oder bewegen sich mehr unregelmäßig in bogenförmigen Bahnen auf einem beschränkteren Gebiet herum. Die geradlinig schwimmenden halten ihren Körper gestreckt und bewegen sich vor-

wärts, langsam um ihre Längsachse drehend. Wenn sie hierbei an einen Gegenstand stoßen oder wenn man sie am vorderen Körperteile mit einer Nadel mechanisch reizt, so schnellen sie augenblicklich zusammen und schwimmen, wie JENNINGS [1]) erwähnt, stark zusammengezogen, unter lebhaften Achsendrehungen, mit dem Hinterpole voran, rückwärts. Binnen kurzem fangen sie aber an, sich wieder auszustrecken, bleiben einen Augenblick still stehen und schwimmen dann völlig ausgestreckt wieder vorwärts. Hierbei drehen sie sich, wie ebenfalls JENNINGS gezeigt hat, immer nach der aperistomalen Seite in einer Bogenlinie, die einen kleineren oder größeren Winkel zu ihrer vorigen Schwimmbahn bildet. Bei einem sehr schwachen Reiz oder vielleicht ganz spontan drehen sie sich, ohne zusammenzuschnellen und ohne rückwärts zu schwimmen, nach der aboralen Seite auf dieselbe Weise, wie erwähnt wurde, und schwimmen in einer etwas anderen Bahn weiter. Bei diesen Drehungen biegt sich gewöhnlich der Körper, besonders in seiner vorderen Hälfte, mehr oder weniger nach der aperistomalen Seite (Fig. 2).

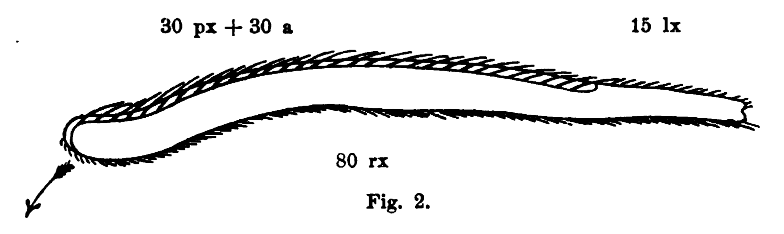


Fig. 2.

Gehen wir nunmehr, nachdem wir die Bewegungs- und Drehungsart dieses Infusors kennen gelernt, zu einer näheren Untersuchung über den Bewegungs- und Drehungsmechanismus über, indem wir einige in einer dünnen Kirschbaumharzlösung gefesselte Individuen unter dem Mikroskop mit stärkerer Vergrößerung verfolgen, so ist es unschwer, zu sehen, daß das Vorwärtsschwimmen durch die kontraktorische Schlagbewegung sämtlicher Wimpern hervorgerufen wird. Da die Wimpern in schraubig verlaufenden Streifen sitzen, so müssen sich selbstverständlich auch die Tiere um ihre Längsachse drehen. Wie erwähnt, kann Spirostomum sich in einer ziemlich geraden Linie vorwärts bewegen. Hieraus dürfte man also den Schluß ziehen, daß der motorische Effekt der Wimpern an den beiden Körperseiten entweder gleich ist oder, wenn eine Ver-

1) Studies on reactions to stimuli in unicellular organisms. V. On the movements and motor reflexes of the Flagellata and Ciliata. The Amer. Journ. of Physiol., Vol. 3, 1900, p. 227.



schiedenheit vorhanden ist, diese durch irgend einen Umstand kompensiert wird.

Um das relative Verhältnis der motorischen Effekte der an den beiden Körperseiten sitzenden Wimpern kurz und übersichtlich ausdrücken zu können, scheint es mir am zweckmäßigsten, dieselben Buchstabenbezeichnungen, die ich in meiner ersten Mitteilung[1]) gebraucht habe, auch hier zu benutzen. Ich bezeichne also den motorischen Effekt jeder normal kontraktorisch schlagenden Körperwimper mit x, den einer rechtsseitigen mit rx und den einer linksseitigen mit lx[2]). Wie erwähnt, sitzen an der einen Seite, der linken, die peristomalen Membranellen und da diese viel länger und breiter sind als die eigentlichen Körperwimpern und da sie ebenfalls beim Vorwärtsschwimmen des Tieres, soweit ich es habe beobachten können, kontraktorisch schlagen, so entsteht die Frage, ob diese großen peristomalen Membranellen nicht durch ihre Kontraktionsschläge einen viel größeren motorischen Effekt entwickeln als die viel kleineren Körperwimpern. Den motorischen Effekt jeder Peristommembranelle bezeichne ich mit px. Die Frage ist also, ob px größer ist als x und ob der motorische Effekt sämtlicher Wimpern an der linken Seite bei normalem Vorwärtsschwimmen des Tieres größer ist als der motorische Effekt der an der rechten Seite sitzenden Wimpern. Bei der Erörterung dieser Frage müssen wir in Betracht ziehen, daß die in der Peristomrinne gelegenen Membranellen in einer größeren Entfernung voneinander sitzen und somit auch in ihrer Zahl viel geringer sind als die dicht sitzenden kleineren Körperwimpern an der rechten Seite. Ich habe das Verhältnis in den Figuren so wiedergegeben, daß ich angenommen habe, daß an der linken Seite 30 Peristommembranellen und 15 Körperwimpern, an der rechten Seite 80 Körperwimpern vorhanden sind. Es ist wohl kaum nötig, hervorzuheben, daß diese Zahl gar nicht Anspruch machen kann, die wirklichen Wimper- und Membranellenzahlen zu treffen. Ohne Zweifel sind diese viel größer. Im vorliegenden Falle aber, wie bei der Analyse der Galvanotaxis bei Opalina in meiner ersten Mitteilung, ist die absolute Zahl der Wimpern von keinem Interesse, wohl aber ihr relatives Zahlenverhältnis und das glaube ich in den

---

1) l. c.

2) Bei Spirostomum kann man zwar eigentlich nicht von einer rechten und linken Seite sprechen, da das Tier sowohl die eine wie die andere Breitseite nach unten wendet. Mit der rechten Seite bezeichne ich aber die aperistomale und mit der linken dementsprechend die peristomale Seite.

angegebenen Zahlen ziemlich richtig getroffen zu haben. Daß jede Peristommembranelle einen viel größeren motorischen Effekt entwickeln muß als eine kleine Körperwimper, wenn sie mit derselben Schnelligkeit schlägt, scheint mir ziemlich selbstverständlich. Hiermit ist aber nicht gesagt, daß der motorische Effekt der gesamten Wimpern an der linken Seite auch größer ist als der der Wimpern an der rechten Seite. Zwar sind die Peristommembranellen viel größer, aber, wie hervorgehoben wurde, an Zahl viel weniger als die kleinen an der entgegengesetzten Seite gelegenen Körperwimpern. Betrachten wir die Peristommembranellen und die gewöhnlichen Körperwimpern hinsichtlich ihrer Größenverhältnisse, so finden wir, daß die Peristommembranellen ziemlich breit, so breit an ihrer Basis wie die Peristomrinne, und wenigstens doppelt so breit wie eine gewöhnliche Körperwimper sind, und da sie ferner auch von einer beträchtlichen Länge sind, so scheint es mir ziemlich sicher, daß jede Peristommembranelle mehr als den doppelten motorischen Effekt einer kleinen dünnen Körperwimper entwickeln muß, und daß sie wirklich einen größeren motorischen Effekt als die entgegengesetzten Körperwimpern entwickeln, geht übrigens auch aus einem einfachen Versuch hervor. Bringt man ein Spirostomum in eine Wassermenge, in der viele kleine Karminkörnchen suspendiert sind, so sieht man, wie diese an der Peristomseite in viel lebhaftere Bewegungen als an der aperistomalen Seite versetzt werden und sehr schnell nach hinten geschleudert werden. Wir haben schon angenommen, daß an der linken Seite 30 Peristommembranellen und 15 Körperwimpern sitzen. An der linken Seite waren 80 Körperwimpern vorhanden. Die 15 rechtsseitigen und linksseitigen Körperwimpern entwickeln offenbar dieselbe Energiemenge, also muß der motorische Effekt der 30 Peristommembranellen größer sein als derjenige der 65 an entgegengesetzter Seite sitzenden Körperwimpern, oder 30 px größer sein als 65 rx. Daß es sich so verhält, kann man vielleicht auch aus dem Umstand entnehmen, daß Spirostomum, wenn es, ohne sich um seine Längsachse zu drehen, vorwärts schwimmt, gewöhnlich ohne äußere merkbare Veranlassung in einer nach der aperistomalen Seite schwach gebogenen Linie bewegt. Wir können also mit ziemlich großer Sicherheit annehmen, daß der motorische Effekt der Peristommembranellen größer ist als der der entsprechenden Körperwimpern an der entgegengesetzten Seite. Wir müssen aber in einem bestimmten Ausdruck den motorischen Effekt der Peristomwimpern zu veranschaulichen versuchen. Ein bedeutenderer Ueberschuß von motorischem Effekt

kann offenbar bei normalem Vorwärtsschwimmen des Spirostomums nicht an der linken Seite vorhanden sein. Nur langsam dreht sich Spirostomum um seine Längsachse. Wenn eine größere nach der aperistomalen Seite drehende Kraft wirkte, so könnte das Tier jedenfalls nicht geradlinig vorwärts schwimmen. Nur mit einer verhältnismäßig kleinen Verschiedenheit in dem motorischen Effekt der an entgegengesetzten Seiten wirkenden Wimpern kann Spirostomum geradlinig unter so langsamen Achsendrehungen sich vorwärts bewegen. Der motorische Effekt der Peristomwimpern muß größer als 65/30 sein. Nehmen wir also an, daß px = 2,5 x, so können wir das Verhältnis des motorischen Effekts der Wimpern an den verschiedenen Seiten oder die nach der aperistomalen Seite drehende Kraft in folgender Formel ausdrücken: 30 px + 15 x — 80 x (Fig. 1, p. 519). Wenn wir in diese Formel den angenommenen Wert (2,5) des Faktors p einführen, so bekommen wir 95 x — 80 x. Die nach der rechten Seite drehende Kraft wird also = 15 x. Wir wollen also annehmen, daß in ungereiztem Zustande eine nach rechts drehende Kraft von 15 x vorhanden ist. Durch die Achsendrehungen des Spirostomums wird aber eine so unbedeutende Verschiedenheit in dem motorischen Effekt der an den beiden Seiten sitzenden Wimpern völlig kompensiert und Spirostomum kann durch die Achsendrehungen geradlinig vorwärts schwimmen.

Nach dieser Ueberlegung können wir uns zu einer näheren Untersuchung über die Wimperthätigkeit bei einem von einem sehr schwachen Reiz getroffenen Spirostomum wenden. Verfolgen wir unter dem Mikroskop also ein freischwimmendes Individuum, so finden wir bald, daß es sich nach der aperistomalen Seite dreht, und hierbei ist es ziemlich leicht zu sehen, besonders wenn man dem Wasser Karminkörnchen zugesetzt hat, daß die Peristommembranellen im Augenblicke der Drehung ungemein schnell kontraktorisch schlagen und daß es eben die verstärkte Schlagbewegung dieser Membranellen ist, welche die Drehung hervorbringt. Drückten wir den motorischen Effekt der normal schlagenden Peristommembranellen mit px aus, so können wir den motorischen Effekt der jetzt kontraktorisch erregten Wimpern mit der Formel px + a bezeichnen. Der motorische Effekt der Wimpern an der rechten Seite wird also = 30 px + 30 a + 15 lx (Fig. 2, p. 520); da px = 2,5 x und lx = x sind, so können wir diese Formel auch in der einfacheren 90 x + 30 a ausdrücken. Der motorische Effekt der Wimpern an der rechten Seite wird aber unverändert 80 x und somit wirkt eine nach rechts drehende Kraft von 10 x + 30 a und infolge dieser plötzlichen Erhöhung

der drehenden Kraft muß Spirostomum auch aus seiner früheren Schwimmbahn abweichen. Daß es eine ziemlich beträchtliche Kraft ist, die die Peristomwimpern bei einer Reizung entwickeln, ersehen wir auch aus dem Umstand, daß der Körper sich in seinem vorderen Teil nach der aperistomalen Seite schwach biegt (Fig. 2, p. 520). Um die letztgenannten Verhältnisse kurz zusammenzufassen, können wir also sagen: die Drehungen dieses Infusors werden durch eine verstärkte kontraktorische Schlagbewegung der Peristommembranellen (Drehungswimpern) bewirkt und daher kann Spirostomum nur nach der aperistomalen Seite drehen. Bei diesen Drehungen spielen, soweit ich feststellen konnte, die Kontraktilität des Körpers, also die Myoneme, keine Rolle.

Bei einem stärkeren Reiz werden auch die Myoneme beeinflußt. Der Körper schnellt — wie Jennings, Pütter und andere beobachtet haben — heftig zusammen und wird schraubenförmig aufgerollt. Die bei dem völlig ausgestreckten Individuum ziemlich gerad verlaufende Peristomrinne geht jetzt bei dem zusammengezogenen Spirostomum in mehreren Spiralen um den Körper herum. Die sämtlichen Körperwimpern sowie die peristomalen Membranellen kommen in eine lebhafte expansorische Schlagbewegung, und das Tierchen wird, mit dem hinteren Körperende voran, rückwärts getrieben. Infolge der starken Aufrollung der Peristomrinne und der Körperstreifen wird das Tierchen jetzt gezwungen, sehr lebhafte Achsendrehungen zu machen. In demselben Maße, wie Spirostomum sich wieder ausstreckt, dreht es sich auch wieder langsamer um seine Längsachse. Die Expansionsbewegungen der Wimpern werden langsamer und hören zuletzt ganz auf. Das Tierchen steht einen Augenblick still, und damit fangen die Wimpern wieder an kontraktorisch zu schlagen. Noch wirkt aber der Reiz auf die peristomalen Membranellen schwach erregend ein und ruft eine verhältnismäßig lebhaftere kontraktorische Schlagbewegung in ihnen hervor, was zur Folge hat, daß Spirostomum, wie schon gezeigt, sich nach der aboralen Seite drehen muß. Wir sehen also, daß eine stärkere Reizung sämtliche Wimpern expansorisch erregt gleichzeitig mit einer kräftigen Kontraktion der Myoneme, daß die Peristommembranellen auch, nachdem die Körperwimpern schon wieder zur normalen Schlagweise zurückgekehrt sind, noch ein wenig im Sinne ihrer Kontraktionsschläge erregt bleiben. Diese Drehungswimpern sind also bei Spirostomum wie bei Paramaecium, Colpidium

und anderen Infusorien[1]) teils für alle Reize viel empfindlicher, teils dauert eine Reizwirkung bei ihnen viel länger als bei den übrigen Körperwimpern.

Nachdem wir jetzt also die Wirkung des Bewegungs- und Drehungsmechanismus bei dem freischwimmenden Tiere kennen gelernt haben, gehen wir zu einer Untersuchung über die Bewegungen der thigmotaktischen am Boden haftenden Spirostomen über.

Wie PÜTTER schon hervorgehoben hat, hält sich Spirostomum mit den stark thigmotaktischen Hinterpolwimpern am Boden fest, aber auch die übrigen Körperwimpern können bisweilen thigmotaktisch beeinflußt werden. Wenn dies der Fall ist, so liegt Spirostomum, gegen den Boden gedrückt, ganz ruhig, und die übrigen Körperwimpern, die nicht direkt von dem Kontaktreiz getroffen sind, schlagen entweder sehr langsam oder sie stehen ganz still. Spirostomum ist dann total thigmotaktisch. Man beobachtet aber solche Individuen ziemlich selten. Gewöhnlich ist Spirostomum nur partiell thigmotaktisch, indem nur die hinteren Körperwimpern beeinflußt sind und am Boden haften. Die übrigen schlagen dann wie gewöhnlich, und das Tier steht schräg nach oben, mit dem freien Körperteil schwankende Bewegungen nach rechts oder nach links ausführend. Beobachtet man die Bewegungen eines solchen Individuums sehr genau, so sieht man bald, daß sie nicht so unregelmäßig sind, wie sie zuerst erscheinen. Spirostomum biegt nämlich den freien schwankenden Körperteil immer nach einer bestimmten Seite, und diese eigentümlichen Bewegungen sind, soweit ich habe feststellen können, durch verstärkte Schlagbewegung der Wimpern und nur in geringem Grade oder vielleicht gar nicht durch Kontraktionen der Myoneme bedingt. Wendet Spirostomum, mit dem Hinterpole fixiert, die peristomale Seite nach rechts, so kann es nämlich seinen freien vorderen Körperteil nur nach links biegen. Wenn aber der freie Körperteil nach rechts ausschlägt, so findet man bei genauem Zusehen, daß das Tier nicht länger die vorige Stellung einnimmt, sondern die Peristomseite jetzt nach links (vom Beobachter aus gerechnet) gedreht hat. Nach der vorher gegebenen Erklärung des Drehungsmechanismus ist es auch unschwer einzusehen, wie diese Bewegungen der thigmotaktischen Individuen hervorgerufen werden müssen. Es sind nämlich die verstärkten kontraktorischen Schlagbewegungen der peristomalen Membranellen, welche die starken Ausschläge bewirken, und die schwachen Biegungen sind wahrscheinlich

1) H. WALLENGREN, Zur Kenntnis der Galvanotaxis. I. Diese Zeitschr., Bd. 2, Heft 2, 1902, p. 382.

nur eine Folge der Verschiedenheit in dem motorischen Effekt der an den beiden Seiten sitzenden Wimpern. Schlagen die Peristomwimpern sehr kräftig, so wird der freie vordere Körperteil bis zu einem rechten oder sogar spitzen Winkel zum fixierten hinteren Körperteil nach der aperistomalen Seite getrieben. Sind ihre Schlagbewegungen nicht so kräftig, so biegt sich der Körper nur wenig nach der aboralen Seite. Je nachdem ein größerer oder kleinerer Teil des Körpers fixiert ist, wird ein kleinerer oder größerer Teil der vorderen Körperhälfte aboralwärts getrieben. Oft sieht man, daß die thigmotaktischen Individuen sich mit fixiertem Hinterpole 180° um ihre Längsachse drehen. In diesem Falle entsteht am Körper etwas von dem hinteren Ende eine scharfe Falte. Diese Achsendrehung wird sichtlich auch durch Wimperbewegung verursacht. Die Wimpern sitzen bekanntlich in langen, schraubenförmigen Reihen, und wenn sämtliche Wimpern des freien Körperteiles kräftig kontraktorisch schlagen, während das Hinterende des Körpers fixiert ist, muß natürlich der freie Körperteil sich so weit um seine Längsachse drehen, wie die Biegsamkeit des Körpers es erlaubt, und wie schon hervorgehoben wurde, ist der Körper des Spirostomums sehr weich und ungemein biegsam.

Oft sieht man, daß die thigmotaktischen Spirostomen anfangen, sich vorwärts zu bewegen, indem sie, wie Pütter erwähnt, mit dem Hinterende auf der Unterlage schleifend, vorwärts gleiten. Ziemlich selten beobachtet man, daß die festsitzenden thigmotaktischen Individuen durch Kontraktion ihrer Myoneme zusammenschnellen.

Aus dem eben Gesagten geht also hervor, daß bei den schlängelnden, wurmartigen Bewegungen, die die thigmotaktischen Spirostomen nach größeren oder kleineren Ruhepausen ausführen, die Wimperbewegungen und vor allem die kontraktorischen Schlagbewegungen der Peristomwimpern eine große und bestimmende Rolle spielen.

Nach dieser Erörterung des Bewegungs- und Drehungsmechanismus der freischwimmenden und thigmotaktischen Spirostomen und ihrer Wirkungsweise, die für das Verständnis der galvanotaktischen Erscheinungen sehr wichtig ist, gehe ich nunmehr zu einer Analyse der Galvanotaxis bei diesem Infusor über.

Das Verhalten des Spirostomums bei schwachen Strömen (0,02—0,04 MA).

Bei meinen vorliegenden Untersuchungen habe ich dieselben Einrichtungen wie bei meiner Untersuchung über die Galvanotaxis

der Opalina benutzt. Im Mikroaquarium, das 2 cm breit war, habe ich immer bei meinen Versuchen die Spirostomen in so viel Wasser gehabt, daß das Wasser eine 2 mm hohe Schicht über dem Boden bildete.

Bringt man einige Spirostomen in das Mikroaquarium und schließt man, nachdem sie sich einige Augenblicke erholt haben, einen schwachen Strom von etwa 0,03 MA, so sieht man, daß die meisten, wenn nicht alle freischwimmenden Individuen sich sogleich gegen die Kathode einstellen, um langsam dorthin zu schwimmen. Einige Tiere bewegen sich in ziemlich geraden Bahnen, andere aber in mehr oder weniger unregelmäßigen. Nach einer Zeit, nach 1 oder 2 Minuten, sind von den freischwimmenden Individuen die allermeisten an der Kathode angesammelt. Wir müssen aber die Einstellung der Spirostomen in verschiedenen Lagen etwas näher verfolgen.

Liegt Spirostomum parallel zur Stromrichtung, mit dem vorderen Körperende gegen die Anode, so kann es zwar eine kurze Strecke unter Achsendrehungen nach der Stromschließung vorwärts schwimmen, aber gewöhnlich stellt es sich gleich bei der Stromschließung, in einer nach der aperistomalen Seite gebogenen Linie drehend, gegen die Kathode hin ein und bewegt sich jetzt in dieser Richtung vorwärts. Während ihrer Drehung und Vorwärtsbewegung kommen die Tiere oft an den Boden und fixieren sich da mit ihrem hinteren Ende thigmotaktisch.

Schwimmt Spirostomum transversal zur Stromrichtung, und man schließt den galvanischen Strom, so fängt das Tier gleich an, schlängelnde unregelmäßige Biegungen gegen die Kathode hin auszuführen, stellt sich aber auch in dieser Stellung bald durch eine weite bogenförmige Drehung nach der aperistomalen Seite auf die Kathode hin ein.

Nimmt Spirostomum bei der Stromschließung eine homodrome Lage ein, also mit dem Vorderende des Körpers gegen die Kathode, so setzt es seine frühere Schwimmbahn ohne weiteres nach der Kathode unter langsamen Achsendrehungen fort.

Wie schon hervorgehoben wurde, setzen sich die Spirostomen im Mikroaquarium bald am Boden thigmotaktisch fest, und daher sind auch schon beim Schließen des Stromes die meisten Individuen mit ihrem Hinterende fixiert. Aber auch diese thigmotaktischen Individuen nähern sich infolge der Einwirkung des Stromes mehr und mehr der Kathode. Viele stellen sich gleich beim Stromschließen mit ihrem Vorderpole auf die Kathode ein und gleiten, ihr Hinter-

ende auf der Unterlage schleifend, langsam zur Kathode hin. Andere Individuen, die offenbar stärker thigmotaktisch befestigt sind, bleiben an ihrem Platz sitzen, richten sich aber auch gegen die Kathode. Aus der antidromen Lage müssen sie augenblicklich durch eine nach der aperistomalen Seite vorgenommene Drehung abweichen und gehen gewöhnlich auf einmal in die Stellung gegen die Kathode über. In dieser Lage verbleiben sie aber nicht ruhig, sondern durch die von früheren Verfassern schon beschriebenen schlängenden Bewegungen mit ihrem freien Vorderkörper gegen die aperistomale Seite kommen sie bald in eine transversale Stellung zum Strom, verharren aber auch in dieser Lage nicht, sondern machen immer nach kürzeren oder längeren Ruhepausen Krümmungen oder Biegungen nach der Kathode hin. Diese schlängelnden Bewegungen nach der Kathode sind oft oder sogar gewöhnlich so kräftig, daß das thigmotaktisch fixierte Hinterende losgerissen wird und das ganze Tier eine kurze Strecke weit gegen die Kathode hingeführt wird, bis es sich wieder fixiert und dieselben Bewegungen wiederholt. Solange der Strom geschlossen ist, wird diese Bewegung unaufhörlich wiederholt, und somit nähern sie sich nach und nach der Kathode, so daß nach ein oder zwei Minuten die meisten thigmotaktischen Spirostomen in die Kathodenhälfte hinübergelangt sind.

Fassen wir diese Beobachtungen zusammen, so sehen wir, daß Spirostomum bei einer Stromstärke von etwa 0,03 MA ausgeprägt kathodisch galvanotaktisch ist, und daß, was KÖLSCH nur an solchen Spirostomumfetzen beobachtet hat, die auf Paramaeciumgröße eingeschmolzen waren, auch für die völlig unbeschädigten Spirostomen gültig ist. Die Frage erhebt sich aber jetzt, warum die früheren Verfasser, die ja auch ziemlich eingehend das Verhalten dieses Infusors gegen den galvanischen Strom untersucht haben, nicht eine so einfache Thatsache beobachtet haben. Dies beruht offenbar darauf, daß sie zu starke Ströme gebraucht haben, und bei diesen zeigt, wie wir sehen werden, Spirostomum keine kathodische Galvanotaxis. Die Verfasser erwähnen nämlich sämtlich, daß bei Schließung des Stromes die parallel zum Strom liegenden Spirostomen sich zusammenzogen. Bei den schwachen Strömen, bei welchen diese Infusorien eine kathodische Galvanotaxis zeigen, werden die Myoneme aber nicht erregt. Das Tier hält sich, in welcher Lage es auch vom Strom getroffen wird, völlig ausgestreckt.

Das Verhalten des Spirostomums bei mittelstarken Strömen
(0,2—0,45 MA).

Freischwimmende Individuen.

Schließt man einen Strom von etwa 0,3 MA und beobachtet man ein Spirostomum, das parallel zur Stromrichtung mit dem vorderen Körperpole gegen die Anode schwimmt, so findet man, daß es augenblicklich im Moment der Stromschließung in völlig ausgestrecktem Zustande entweder ganz still steht oder sehr langsam vorwärts schwimmt (Fig. 3). In beiden Fällen sinkt es langsam

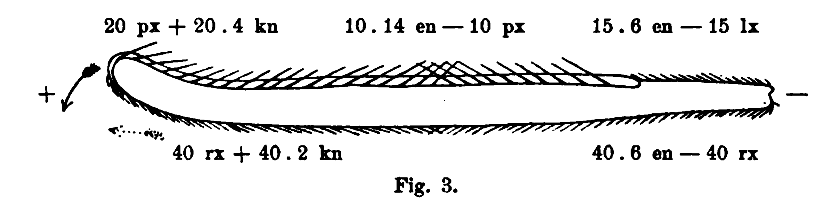


Fig. 3.

zu Boden. Sobald es auf dem Boden angekommen ist, bleibt es in derselben Lage, ohne Achsendrehungen zu machen, oft ganz ruhig thigmotaktisch liegen. Nicht selten fängt es aber nach einiger Zeit an, ohne sich zu biegen, nach der aperistomalen Seite sehr langsam zu drehen, und kommt somit in die transversale Lage. Es kann aber, wie gesagt, auch eintreffen, daß Spirostomum nach der Schließung des Stromes noch eine Weile unter langsamen Achsendrehungen sehr langsam vorwärts schwimmt, aber trotz dieser Bewegung sinkt es doch, wie erwähnt, zu Boden und bleibt hier wie in vorigem Falle liegen, oder wenn es keine Achsendrehungen macht, wendet es sich während seines Vorwärtsschwimmens langsam nach der aperistomalen Seite und stellt sich, bevor es den Boden erreicht hat, transversal ein. Erst dann gelangt es auf den Boden, wo es sich thigmotaktisch fixiert.

Nimmt Spirostomum beim Schließen des Stromes eine entgegengesetzte Lage ein, mit dem vorderen Körperende nach der Kathode parallel zur Stromrichtung schwimmend (Fig. 4, p. 530), so verhält es sich ganz anders, als im vorigen Falle beschrieben wurde. Zwar hört es gleich mit seiner Vorwärtsbewegung auf, aber es fängt an, unter langsamen Achsendrehungen mit dem hinteren Körperpole voran rückwärts gegen die Anode zu schwimmen. Hierbei wird der vordere Körperteil oralwärts schwach bogenförmig gekrümmt (Fig. 4, p. 530). Infolge dieser Krümmung muß Spirostomum während seiner Rückwärtsbewegung eine halbkreisförmige Bahn be-

schreiben und kommt somit bald in die transversale Lage. Auch in diesem Falle sinkt Spirostomum zu Boden und fixiert sich. Stößt aber das Tier während seines Rückwärtsschwimmens, bevor es

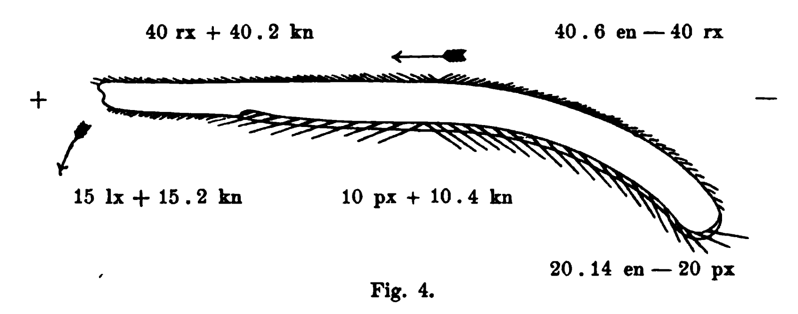


Fig. 4.

in die transversale Lage gekommen ist, mit seinem hinteren Körperpole gegen den Boden an, so werden die Hinterpolwimpern gleich thigmotaktisch, und das Tier verhält sich wie ein thigmotaktisches Individuum, von dem wir unten näher sprechen werden.

Thigmotaktische Individuen.

Suchen wir jetzt ein mit dem hinteren Körperende thigmotaktisch festsitzendes Spirostomum auf, welches bei Stromschließung mit dem vorderen Körperpole gegen die Anode parallel zum Strom liegt, und schließen wir den galvanischen Strom, so beobachten wir, wie das Tier sich augenblicklich stark ausstreckt und gewöhnlich ganz still liegen bleibt (Fig. 3, p. 529). Dasselbe erfolgt auch, wenn Spirostomum eine schräge Stellung bis 45° zur Stromrichtung einnimmt, entweder mit der peristomalen oder mit der aperistomalen Seite gegen die Kathode gewendet. Auf diese Weise kann das Tier bei geschlossenem Strom mehrere Minuten ausgestreckt liegen bleiben, aber früher oder später tritt doch gewöhnlich der Fall ein, daß es, ohne sich zu biegen, mit dem Hinterpole fixiert, langsam nach der aperistomalen Seite drehend, eine transversale Lage einnimmt. Ist Spirostomum in der antidromen Lage bei der Stromschließung auf irgend eine Weise gebogen, so streckt es sich ebenfalls gleich aus und nimmt die parallele Lage ein. Es sieht ganz so aus, als ob Spirostomum in dieser Lage, in der also der Strom vom vorderen Körperende nach dem hinteren gerichtet ist, im ausgestreckten Zustande gelähmt würde. Das Tier kann nämlich ziemlich lange ganz steif und unbeweglich am Boden liegen. Ganz anders verhält sich Spirostomum, wenn es beim Stromschließen eine homodrome Lage einnimmt.

Schließt man den Strom, wenn Spirostomum mit seinem Hinterende thigmotaktisch fixiert ist und die freie Körperhälfte in der Richtung zur Kathode ausgestreckt hat (Fig. 5), so fängt das

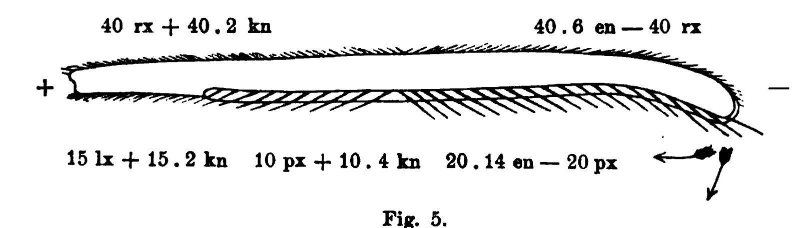


Fig. 5.

Infusor gleich an, sich wurmartig zu krümmen. Die Krümmungen und die schlängelnden Bewegungen sind aber nicht so unregelmäßig, wie sie beim ersten Anblick erscheinen. Bei einer näheren Untersuchung stellt sich nämlich bald heraus, daß sie im Gegenteil gewöhnlich sehr regelmäßig und übereinstimmend von den sämtlichen Tieren in dieser Lage ausgeführt werden. Nimmt das Tier also bei der Stromschließung eine gegen die Kathode gerichtete Stellung ein, so krümmt es sich immer auf eine sehr charakteristische Weise (Fig. 6). Der

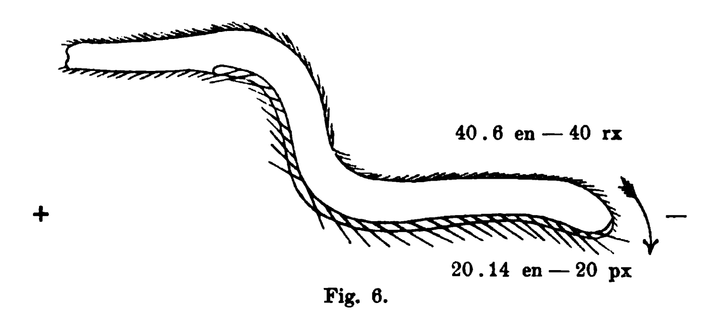


Fig. 6.

größte vordere Teil der freien Körperhälfte wird zurückgezogen, jedoch ohne daß das Tier sich kontrahiert, und wird nach der peristomalen Seite gewendet. Der mittlere Teil des Körpers, der somit in einem größeren oder kleineren Winkel zum vorderen und hinteren Körperteil gerichtet werden muß, wird mehr oder wenig transversal zur Stromrichtung gehalten (Fig. 6). In einer solchen beinahe S-förmig gebogenen Stellung verharrt Spirostomum einige Augenblicke, aber bald schlägt der freie gegen die Kathode gerichtete vordere Körperteil nach der peristomalen Seite weiter aus und kommt somit in dieselbe Stellung zum Strom, wie sie der mittlere Körperteil schon früher eingenommen hat (Fig. 7, p. 532),

während der hintere fixierte Körperteil noch parallel zur Stromrichtung liegt. Gleichzeitig mit dem Einnehmen dieser Stellung dreht sich Spirostomum oft 180° um seine Längsachse, so daß die peristomale Seite nach der Kathode gewendet wird. Diese Drehung kann entweder mit fixiertem Hinterpole vorgenommen werden (Fig. 7), da der Körper in eine scharfe Falte gewöhnlich hinter dem Peristom gelegt wird, oder das thigmotaktische Hinterende wird für einen

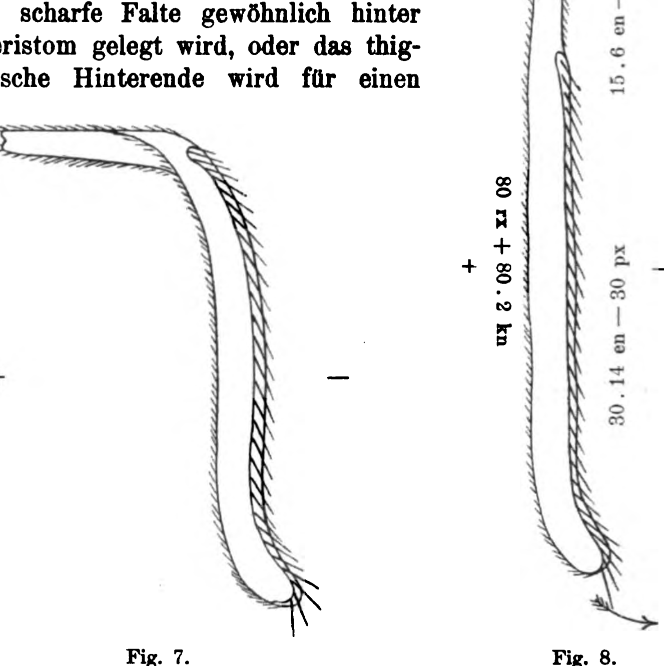


Fig. 7. Fig. 8.

Augenblick losgelöst und somit auch zugleich mit dem freien Körperteil gedreht. In beiden Fällen aber wird die hintere Biegung gewöhnlich bald ausgestreckt, so daß das ganze Tier die transversale Lage einnimmt (Fig. 8).

Auf die eben geschilderte Weise reagiert gewöhnlich Spirostomum in homodromer Lage auf einen galvanischen Strom von etwa 0,3 MA, aber es kommen auch etwas andere Kombinationen vor, welche bisweilen besonders durch gleichzeitige Achsendrehungen mehr kompliziert werden können. Oft aber sieht man auch etwas einfachere Biegungen. Nicht selten biegt sich Spirostomum beim Schließen des Stromes einfach hakenförmig, wie in Fig. 9, p. 533, so daß der freie vordere Körpelteil nach hinten gezogen wird und in die Richtung des Stromes zu liegen kommt, während der hintere

Körperteil transversal zum Strom gehalten wird. Auch beobachtet man, wenn auch selten, daß die vordere Körperhälfte, mit der peristomalen Seite nach innen gewendet, sich in spitzem Winkel zum transversal liegenden Hinterkörperteil legt. Diese Biegung kann sich weiter fortsetzen, so daß die beiden Körperhälften zusammengebogen werden. Es scheint mir nicht nötig, auf alle die Bewegungen, Biegungen und Krümmungen einzugehen, die Spirostomum ausführen kann. Die typischen haben wir schon erwähnt und die übrigen können auf diese zurückgeführt werden.

Wird der Strom gewendet, bevor das Tier sich transversal eingestellt hat und wenn es noch S-förmig, wie in Fig. 6, gebogen ist, so streckt es sich augenblicklich gegen die neue Anode aus und verhält sich so, wie wenn es beim Stromschließen eine antidrome Lage eingenommen hatte.

Liegt also Spirostomum in homodromer Lage im Momente der Schließung, so biegt es sich gewöhnlich S-förmig, aber bisweilen auf eine andere Weise. Wie es sich jedoch biegt, immer geht es früher oder später aus dieser Lage in die transversale Stellung über. Wenn das Tier eine solche Achsenstellung eingenommen hat, legt es sich mit der peristomalen Seite gegen die Kathode oft zur Ruhe, hält sich hierbei, gegen den Boden gedrückt, ganz ausgestreckt und unbeweglich, aber gewöhnlich sind auch die transversal eingestellten Spirostomen in stetiger Bewegung, und die, welche ruhig am Boden liegen, fangen ebenfalls von Zeit zu Zeit an, schlängelnde Bewegungen auszuführen. Die Bewegungen dieser transversal eingestellten Spirostomen müssen wir indessen etwas genauer untersuchen.

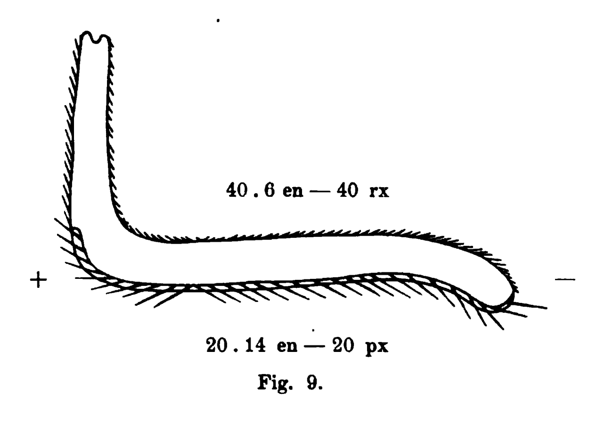


Fig. 9.

Fassen wir ein solches Individuum näher ins Auge, so fällt ziemlich bald auf, daß der freie schwankende Vorderkörper niemals oder nur vorübergehend und wenig gegen die Anode ausschlägt, sondern nur oder gewöhnlich in der Richtung nach der Kathode gedreht wird. Aus der transversalen Lage geht Spirostomum gewöhnlich in eine Stellung wie in Fig. 9 über, wo es mit dem

freien vorderen Körperteil gegen die Kathode gerichtet ist und mit dem hinteren Körperteil sich in transversaler Stellung befindet, oder der ganze Körper wird gegen die Kathode gewendet und nimmt wieder die Stellung wie in Fig. 6 ein. Aus diesen beiden Lagen schlägt das Tier entweder wieder in seine frühere transversale Stellung zurück (Fig. 8 u. 10) oder es geht in die entgegengesetzte transversale Lage mit dem vorderen Körperpole, vom Beschauer fortgerichtet, über. Zwischen diesen beiden transversalen Lagen und den Stellungen, die in den Fig. 6 und 9 wiedergegeben sind, pendeln die Tiere unter wurmartigen Krümmungen langsam hin und her. Dann und wann können aber in der transversalen Lage Ruhepausen eintreten. Wendet man den Strom, wenn Spirostomum transversal, mit der peristomalen Seite gegen die Kathode gerichtet, in Ruhe liegt, so dreht es sich entweder gleich um 180° um seine Längsachse, so daß die peristomale Seite wieder gegen die neue Kathode kommt, und geht danach wieder in Ruhe über oder, was am gewöhnlichsten ist, es fängt an, schlängelnde Bewegungen auf die schon beschriebene Weise auszuführen.

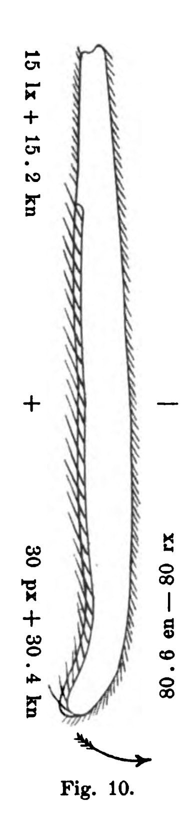


Fig. 10.

Fassen wir die Hauptergebnisse der eben geschilderten Untersuchungen kurz zusammen, so finden wir, daß das bei schwachen Strömen ausgeprägt kathodisch galvanotaktische Spirostomum nicht mehr nach der Kathode schwimmt. Die kathodische Galvanotaxis ist völlig aufgehoben. In antidromer Lage bleibt Spirostomum entweder still liegen oder geht aus dieser Stellung in transversale Lage über. Aus der homodromen Lage stellt es sich auch unter charakteristischen Krümmungen senkrecht zur Stromrichtung ein. In der transversalen Lage kann Spirostomum eine kürzere oder längere Zeit zur Ruhe kommen, aber führt nach solchen Ruhepausen oder auch während der ganzen Zeit schlängelnde Bewegungen in der Richtung nach der Kathode aus.

Das Verhalten des Spirostomums bei starken Strömen
(0,8—2,5 MA).

Schließen wir zuerst einen Strom von etwa 1,5 MA und beobachten einige parallel zur Stromrichtung thigmotaktisch liegende Spirostomen, so sehen wir, wie übrigens die früheren Untersucher schon erwähnt haben, daß die meisten Individuen im Augenblicke der Schließung, gleichgültig welche Lage (antidrome oder homodrome) sie zum Strom einnehmen, sich sehr energisch kontrahieren [1]). Einzelne Tiere können sich zwar bei diesem Strom noch unberührt ausgestreckt halten, erhöht man indessen die Stromstärke noch ein wenig, so schnellen sie ebenfalls zusammen. Auch die Individuen, welche schräg zur Stromrichtung liegen, zucken zusammen, wenn nur der Winkel, den sie zum Strom bilden, nicht größer ist als 45°. Bildet ihre Längsachse einen größeren Winkel, so verhalten sie sich, als ob sie senkrecht zum Strom ständen. Die Tiere, welche sich kontrahieren, ziehen sich stets maximal zusammen. So bleiben sie eine kürzere Zeit liegen, fangen aber bald an, wie Verworn es schon beschrieben hat, sich wieder auszustrecken. In demselben Maße, wie die homodrom liegenden sich ausstrecken, krümmen sie sich, wie bereits oben erwähnt ist, S-förmig und gehen in die transversale Lage über. Die antidrom liegenden stellen sich gewöhnlich gleichzeitig mit der Ausstreckung durch eine Drehung nach der aperistomalen Seite transversal ein. Oft aber behalten die antidrom liegenden Individuen, nachdem sie sich ausgestreckt haben, auch bei dieser Stromstärke ihre Lage, drücken sich aber stark gegen den Boden. In diesem Falle treten indessen nach kurzen Ruhepausen immerfort spontane Kontraktionen ein, welche zuletzt, wie Verworn schon beobachtet hat, das Tier sich senkrecht zum Strom einzustellen zwingen.

Die im Moment der Stromschließung transversal zum Strom liegenden Spirostomen und die, welche einen größeren Winkel als 45° zur Stromrichtung bilden, bleiben in ihrer Stellung ohne zusammenzuzucken. Sobald sie aber die vorher beschriebenen schwankenden Bewegungen gegen die Kathode ausführen und einen größeren Teil des Körpers parallel zur Stromrichtung eingestellt haben, tritt eine heftige Kontraktion ein und sie gehen, während sie sich wieder ausstrecken, in die transversale Lage zurück. Ebenso-

---

1) Oft ist es mir erschienen, als wenn die homodrom liegenden Individuen sich bei schwächeren Strömen als die antidrom liegenden kontrahieren. Indessen habe ich das nicht sicher feststellen können.

wenig wie bei schwächeren Strömen führen die Spirostomen bei dieser Stromstärke Biegungen in der Richtung nach der Anode aus. Auch bei den transversal still liegenden Individuen treten aber oft Kontraktionen auf, was hervorzuheben ist, da ja, wie erwähnt, die thigmotaktisch fixierten Spirostomen in unbeeinflußtem Zustande und bei Einwirkung schwächerer Ströme sich selten kontrahieren.

Verstärkt man jetzt den Strom noch ein wenig bis zu 2 MA, so findet man, daß sich alle parallel zur Stromrichtung liegenden Spirostomen ausnahmslos, wie vorher beschrieben wurde, kontrahieren. Bei dieser erhöhten Stromstärke strecken sie sich aber nicht wieder vollständig aus. Zwar strecken sie sich, nachdem der Schließungsreiz vorüber ist, ein wenig, aber sobald sie ungefähr ein Viertel ihrer gewöhnlichen Länge erreicht haben, zucken sie wieder stark zusammen. Solange der Strom geschlossen ist, zucken die Tiere auf diese Weise unaufhörlich, hierbei drehen sie sich nach der einen oder anderen Seite, oder der Körper pendelt hin und her. Zuletzt gehen sie infolge dieser Bewegungen, wie ebenfalls VERWORN beobachtet hat, in die transversale Lage über. Sobald Spirostomum diese Stellung eingenommen hat, streckt es sich wieder aus. Diejenigen Individuen, die beim Stromschließen schon senkrecht zum Strom liegen, schnellen auch bei dieser Stromstärke nicht zusammen, wenn sie auch etwas öfter als im vorigen Falle sich beim geschlossenen Strom spontan kontrahieren.

Bei der Oeffnung des starken Stromes treten ganz so wie bei der Schließung heftige Kontraktionen in allen parallel liegenden Tieren auf. Die transversal eingestellten bleiben aber auch bei der Stromöffnung ganz unbeeinflußt.

Bei noch höherer Stromintensität (etwa 2,5 MA) treten die von VERWORN beschriebenen Zerfließungserscheinungen zuerst am Anodenende des Spirostomums ein. Dieser Zerstörungsprozeß der lebendigen Substanz entwickelt sich jetzt sowohl am vorderen wie am hinteren Ende des Körpers, je nachdem das Tier antidrom oder homodrom liegt. Steht es transversal zur Stromrichtung, so tritt der Zerfall an der ganzen Anodenseite gleichzeitig ein. Da dieser Prozeß, wie ich schon in meiner früheren Mitteilung hinsichtlich der Opalina hervorhob, meiner Meinung nach mit den galvanotaktischen Erscheinungen in keiner Beziehung steht, so scheint es mir in diesem Zusammenhang nicht nötig, darauf näher einzugehen.

Blicken wir auf das hier beschriebene Verhalten des Spirostomums bei stärkeren Strömen zurück, so finden wir, daß schon

bei einer Stromstärke von etwa 1,5 MA die meisten parallel zum Strom liegenden Individuen zusammenzucken, um sich aber sogleich wieder auszustrecken und transversal einzustellen. Bei noch stärkeren Strömen strecken sie sich in paralleler Lage nicht wieder vollkommen aus, sondern bleiben in dauerndem Kontraktionszustande, nur dann und wann sich ein klein wenig streckend. Sobald sie durch ihre Zuckungen in transversale Lage gekommen sind, strecken sie sich wie gewöhnlich aus und verbleiben in diesem Zustande, solange sie senkrecht zum Strom liegen. Auch bei starken Strömen verharren sie aber nicht ruhig in der transversalen Lage, sondern führen nach der Kathode hin schlängelnde Bewegungen aus.

Vergleichen wir die an Spirostomen bei starken Strömen gemachten Beobachtungen mit den vorher erwähnten bei schwächeren Strömen, so stellt sich heraus, daß der galvanische Strom bis zu etwa 0,45 MA keinen wahrnehmbaren Reiz auf die Myoneme ausübt, daß aber die stärkeren Ströme von etwa 0,8 MA an heftige Kontraktionen der Myoneme erzeugen, denn die Zusammenziehung des Spirostomumkörpers ist nur durch die Kontraktionen der im Ektoplasma liegenden Myoneme verursacht. Ob diese Kontraktionen von einer Anoden- oder Kathodenschließungserregung verursacht sind, habe ich nicht entscheiden können. Bei der Stromschließung zieht sich nämlich der ganze Körper blitzschnell zusammen. Daher ist es mir auch nicht möglich gewesen, zu bestimmen, ob die kontraktorische Oeffnungserregung von der Anode oder Kathode ausgeht. Ferner zeigt sich, daß die Myoneme in voller Uebereinstimmung mit den echten Muskeln nur von Strömen, die in ihrer Längsrichtung fließen, gereizt werden, daß dagegen ein senkrecht gegen ihre Längsachse gerichteter Strom keine Erregung hervorruft.

In diesem Zusammenhang möchte ich daran erinnern, daß nach den Beobachtungen Kühne's und vor allem nach den von Verworn gemachten eingehenden Untersuchungen über die Einwirkung des konstanten Stromes an Rhizopoden die Pseudopoden auch ein ähnliches Verhalten zeigen, indem die parallel zur Stromrichtung liegenden Pseudopoden bei Schließung eines schwachen Stromes sich gleich

einziehen. Die rechtwinklig zum Strom gelagerten aber werden entweder gar nicht beeinflußt oder zuerst bei viel stärkeren Strömen.

Der Einfluß des konstanten Stromes auf die Wimperthätigkeit bei Spirostomum. Die Ursache des Verhaltens von Spirostomum bei verschiedenen Stromstärken.

Um den Einfluß des galvanischen Stromes auf die Schlagbewegung der Wimpern näher untersuchen zu können, müssen wir einige Spirostomen unter das Deckglas bringen und bei geschlossenem Strom mit stärkerer Vergrößerung die Wimperthätigkeit beobachten. Für diesen Zweck habe ich die in meiner früheren Arbeit [1]) erwähnte Einrichtung benutzt. Nachdem wir also unter dem Mikroskop alles in Ordnung gebracht und das Mikroskop z. B. auf ein homodrom liegendes Spirostomum eingestellt haben, schließen wir einen ziemlich schwachen Strom von etwa 0,005 MA [2]). Sofort sehen wir, wie die sämtlichen Wimpern an der vorderen Körperhälfte in großer Amplitude nach vorn schlagen, während die Wimpern der hinteren Körperhälfte lebhaft nach hinten schlagen. Legen wir die Wippe um, so tritt sogleich eine entgegengesetzte Wimperstellung an den verschiedenen Körperhälften ein. Dieselbe Wimperstellung können wir bei den verschiedenen Stromstärken beobachten. Es geht also schon aus diesen Beobachtungen klar hervor, was übrigens auch PEARL und KÖLSCH erwähnt haben, daß bei Spirostomum die Kathodenwimpern expansorisch und die Anodenwimpern kontraktorisch durch den galvanischen Strom erregt werden. Dieselbe polare Erregung liegt also bei Spirostomum wie bei den übrigen kathodisch-galvanotaktischen Infusorien vor. Da das Verhalten des Spirostomums gegen die Einwirkung des konstanten Stromes in mehrfacher Hinsicht von dem der übrigen untersuchten Infusorien abzuweichen scheint, was auch VERWORN veranlaßte, eine transversale Galvanotaxisart aufzustellen, so scheint es mir notwendig, die polare Erregung dieses

1) Zur Kenntnis der Galvanotaxis. I. Diese Zeitschrift, Bd. 2, Heft 2, 1902.

2) Man muß nämlich einen sehr schwachen Strom brauchen, da die Stromdichtigkeit in der dünnen, zwischen dem Objektträger und Deckglas eingeschlossenen Wasserschicht, die nur etwa 0,5 mm dick ist, sehr bedeutend ist.



Infusoriums völlig einwandfrei zu ermitteln. In meiner ersten Mitteilung habe ich schon gezeigt, daß auch bei Opalina, die bei schwachen Strömen zur Anode geht, dieselbe Wimpererregung wie bei den typisch kathodisch-galvanotaktischen Infusorien vorhanden ist, und da wir jetzt auch dieselbe bei dem sogenannten transversal-galvanotaktischen Spirostomum gefunden haben, so kann wohl der Schluß gerechtfertigt und naheliegend erscheinen, daß für alle ciliate Infusorien überhaupt dasselbe Erregungsgesetz giltig ist: bei allen schlagen die Kathodenwimpern nach vorne, expansorisch, und die Anodenwimpern nach hinten, kontraktorisch aus unter der Einwirkung eines konstanten Stromes.

Nach der Feststellung dieser Thatsache können wir zu einer näheren Untersuchung über die Bedingungen der oben beschriebenen galvanotaktischen Erscheinungen übergehen, um nachzusehen, inwieweit diese aus dem Erregungszustande der Wimpern erklärt werden können.

Die Ursache der Achseneinstellung gegen die Kathode bei schwachen Strömen.

Wenn man die Ergebnisse meiner ersten Arbeit[1]) berücksichtigt und gleichzeitig den oben geschilderten Drehungsmechanismus bei Spirostomum in Betracht zieht, so kann man von vornherein schließen, daß Spirostomum bei der Einwirkung des galvanischen Stromes sich gegen die Kathode einstellen und dorthin schwimmen muß. Denn bei diesem Infusor ist ein durch Kontraktionsschläge wirkender Drehungsmechanismus vorhanden, und daraus folgt, daß Spirostomum sich, solange die kräftigen Drehungswimpern kontraktorisch erregt sind, nach der entgegengesetzten Seite drehen muß, bis es eine Lage erreicht, wo die Differenz des motorischen Effektes der an den gegenüberliegenden Seiten sitzenden Wimpern am kleinsten ist und somit durch die Achsendrehungen beim Vorwärtsschwimmen kompensiert werden kann, das ist, wenn es sich gegen die Kathode eingestellt hat. Schwimmt Spirostomum frei herum, wenn man den konstanten Strom schließt, so muß es sich also mit zwingender Notwendigkeit gleich wie Paramaecium und Colpidium und eine Menge anderer Infusorien mit einem auf dieselbe Weise wirkenden Drehungsmechanismus auf die Kathode ein-

1) l. c.

stellen und wir haben ja oben gesehen, daß sich Spirostomum in der That so verhält. Bei meiner Analyse der galvanotaktischen Erscheinungen bei Opalina wurde gezeigt, daß bei schwachen Strömen wenigstens ebensoviel motorischer Effekt von den kontraktorisch erregten Anodenwimpern produziert wird, wie die Kathodenwimpern durch ihre expansorische Erregung einbüßen. Dieses Ergebnis hat auch für Spirostomum seine Giltigkeit. Man sieht nämlich, daß die Schwimmgeschwindigkeit, mit welcher Spirostomum auf die Kathode losgeht, durch die Einwirkung eines schwachen Stromes nicht merkbar verkleinert wird. Dieser Umstand beruht indessen teils darauf, daß die expansorisch erregten Kathodenwimpern noch ein wenig Energie im Sinne ihrer Kontraktionsschläge entwickeln, und teils darauf, wie soeben erwähnt wurde, daß die Anodenwimpern kräftiger kontraktorisch schlagen als bei den unbeeinflußten Tieren. Bei Opalina war es eine verhältnismäßig einfache Sache, zu entscheiden, in welcher Richtung die Wimpern am kräftigsten ausschlagen, da sie hier ziemlich groß waren und schöne Kontraktions- oder Expansionswellen bildeten, die man leicht sehen konnte. Hier bei Spirostomum sind die Körperwimpern ziemlich klein und es ist nicht möglich, ihr Wimperspiel so genau zu verfolgen. Daher habe ich die wichtige Frage, in welcher Richtung der motorische Effekt der erregten Wimpern wirkt, dadurch zu lösen versucht, daß ich in das Wasser, in dem die Spirostomen galvanisch gereizt wurden, ein wenig feinpulverisiertes Karmin brachte. Ohne Schwierigkeit kann man durch dieses Verfahren entscheiden, ob die Wimpern einen motorischen Effekt im Sinne ihrer Kontraktions- oder Expansionsschläge entwickeln, denn im ersteren Falle werden die kleinen Körnchen, von den Wimperschlägen getroffen, nach hinten, im letzteren Falle aber nach vorn geschleudert.

Es scheint mir nicht nötig, auf die kathodische Galvanotaxis bei Spirostomum näher einzugehen. Eine genaue Analyse dieser Erscheinung habe ich schon in meiner ersten Mitteilung für Paramaecium und Colpidium geliefert und will daher hier nur noch einmal hervorheben, daß es auch bei Spirostomum der Drehungsmechanismus ist, der die Achseneinstellung gegen die Kathode allein bestimmt, und daß es der motorische Effekt der sämtlichen Wimpern ist, der Spirostomum bei dieser Stromstärke nach der Kathode hinzuschwimmen zwingt.

Hinsichtlich der thigmotaktischen Individuen müssen wir auf

die Wirkung der galvanisch gereizten Wimpern etwas näher eingehen. Um die Aenderungen in dem motorischen Effekt, welche die in entgegengesetztem Sinne erregten Wimpern in den verschiedenen Stellungen des Spirostomums zur Stromrichtung entwickeln, kurz und übersichtlich ausdrücken zu können, möchte ich dieselbe Buchstabenbezeichnung, die ich in meiner alten Mitteilung brauchte, auch bei dieser Gelegenheit benutzen. Den Zuschuß von motorischem Effekt, welchen die Anodenwimpern durch den galvanischen Reiz bekommen, bezeichne ich also mit kn. Den von den Wimpern in unbeeinflußtem Zustand entwickelten motorischen Effekt haben wir früher mit x ausgedrückt, und somit wird der motorische Effekt jeder Anodenwimper $x + kn$. Jetzt müssen wir aber berücksichtigen, daß die Drehungswimpern, d. i. die Peristomwimpern, deren motorischen Effekt wir mit px ausdrückten, für alle kontraktorisch erregenden Reize viel empfindlicher sind als die übrigen Körperwimpern und somit auch in eine viel lebhaftere kontraktorische Erregung als diese durch den Anodenreiz versetzt werden. Davon können wir uns auch durch direkte Beobachtungen an einem in Wasser mit suspendierten Karminkörnchen gebrachten Individuum überzeugen. Dabei müssen wir selbstverständlich auch den von den Drehungswimpern in Anodenerregung bewirkten motorischen Effekt mit einem größeren Faktor ausdrücken und nehmen an, daß sie einen motorischen Effekt von $px + 2\,kn$ entwickeln. Die Expansionsenergie, welche die Kathodenwimpern infolge des Reizes des galvanischen Stromes bekommen haben, bezeichne ich mit en, und diese wirkt bekanntlich im entgegengesetzten Sinne. Also müssen wir den motorischen Effekt einer Kathodenwimper mit der Formel $x - en$ ausdrücken. Werden die Peristomwimpern kathodisch gereizt, so entwickeln sie einen motorischen Effekt von $px - en$. Wie schon oben erwähnt ist, entwickeln bei schwachen Strömen die Kathodenwimpern noch ein wenig motorischen Effekt im Sinne ihrer Kontraktionsschläge, also ist $x > en$. Aber wir müssen noch eine Annahme bezüglich des Größenverhältnisses zwischen den Größen x und en machen, um die Energieverhältnisse der in entgegengesetztem Sinne erregten Wimpern im folgenden beurteilen zu können. Es ist natürlich ganz unmöglich, zu entscheiden, wie viel größer x ist als en, aber das ist auch nicht nötig, wenn wir nur denselben angenommenen Wert in alle Rechnungen einführen. Früher haben wir gefunden, daß die kontraktorisch erregten Wimpern ebensoviel Energie mehr entwickeln, wie die expansorisch erregten verlieren, daß also en und kn

gleich sind. Wenn wir also annehmen, daß die Größe en = 0,5 x ist, so muß auch kn = 0,5 x sein.

Ist Spirostomum nur wenig thigmotaktisch beeinflußt, so muß es selbstverständlich infolge des nach der Kathode hin wirkenden

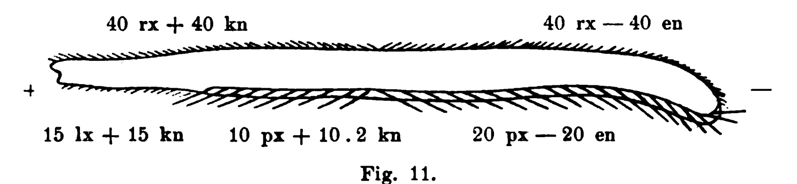


Fig. 11.

motorischen Effektes losgerissen werden und sich wie ein freischwimmendes Individuum verhalten. Wenn aber der thigmotaktische Reiz ein wenig stärker ist, so daß die am Boden haftenden Hinterpolwimpern trotz der galvanischen Reizung sich nicht ganz losmachen können, so stellt das Tier sich zwar wie gewöhnlich gegen die Kathode, aber schräg nach oben ein und schwimmt, mit dem Hinterende den Boden entlang schleppend, dorthin. Ist aber Spirostomum stark thigmotaktisch mit einer Menge Wimpern der hinteren Körperhälfte am Boden fixiert, so kann es auch beim geschlossenen Strom verhältnismäßig still bleiben, kann jedoch niemals in einer solchen Stellung wie in Fig. 13 verharren, in welcher die Drehungswimpern kontraktorisch erregt sind, sondern muß sich immer entweder gegen die Kathode, wie in Fig. 11, einstellen oder eine mehr oder wenig rechtwinklige Lage zum Strom, mit der peristomalen Seite gegen die Kathode wendend, einnehmen (Fig. 12). Gewöhnlich verbleibt aber Spirostomum nicht eine längere Zeit in dieser Stellung. Der galvanische Reiz gewinnt gewöhnlich früher oder später die Oberhand über den Kontaktreiz, und dann muß das Tier aus dieser

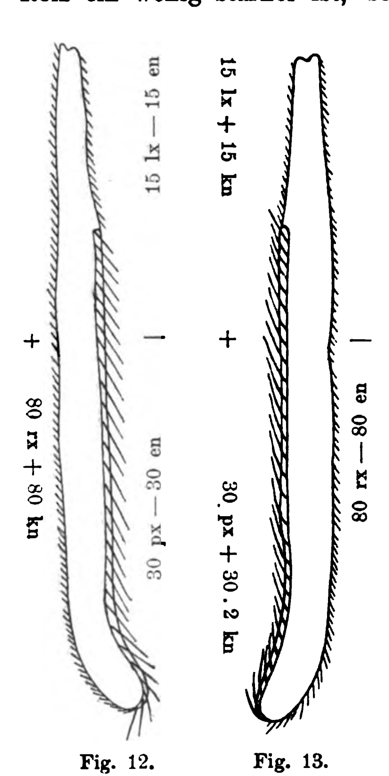


Fig. 12. Fig. 13.

Stellung weichen, denn eine drehende Kraft zwingt Spirostomum nach der Kathode zu wenden, wie das aus dem folgenden Verhältnis hervorgeht.

Die nach der peristomalen Seite drehende Kraft in der Stellung wie in Fig. 12: 80 rx + 80 kn — (30 px — 30 en + 15 lx — 15 en) [vorher angenommen ist, daß px = 2,5 x, rx und lx = x sind). Also können wir diesen Ausdruck in folgender Formel vereinfachen: 80 kn + 45 en — 10 x.

Wenn wir den Wert der Größen kn und en in die Formel einführen, so zeigt sich, daß die nach der Kathode hin drehende Kraft mit 52,5 x gleich ist, und daher muß, sobald ein größerer oder kleinerer Teil der vorderen Körperhälfte frei wird, Spirostomum gleich nach der peristomalen Seite gegen die Kathode hin ausschlagen. Sehr oft aber dreht sich der freie vordere Körperteil, während der die hintere Körperhälfte mit den Hinterpolwimpern noch fixiert ist, 180° um seine Längsachse und kommt somit etwa in die Lage wie in Fig. 13. Augenblicklich schnellt in diesem Falle mit großer Energie der freie Körperteil nach der aperistomalen Seite in der Richtung gegen die Kathode hinüber. Daß in dieser Stellung die nach der Kathode treibende Kraft viel größer ist als in der vorigen, geht aus folgender Formel hervor:

Die nach der aperistomalen Seite treibende Kraft = 30 px + 30.2 kn + 15 lx + 15 kn — (80 rx — 80 en) = 10 x + 75 kn + 80 en.

In beiden Fällen aber wirkt die nach der Kathode hin drehende Kraft ziemlich stark, und die Ausschläge des freien Körperteiles sind oft so kräftig, daß die thigmotaktischen Hinterpolwimpern sogar losgerissen werden können und das ganze Tier ein Stückchen gegen die Kathode hin geführt wird. In dieser Achseneinstellung gegen die Kathode tritt es oft ein, daß der Kontaktreiz wieder überhand nimmt, und Spirostomum wieder mit seinen Hinterpolwimpern fixiert wird. Es kann indessen, wenn es nicht mit vielen Wimpern thigmotaktisch beeinflußt wird, in dieser Stellung nicht verharren, sondern muß sich, wenn es sich nicht losmachen kann, wieder nach der aperistonalen Seite drehen und in transversale Lage übergehen, um bald wieder wie vorher nach der Kathode geschleudert zu werden. Daß Spirostomum in der Stellung mit dem Vorderende gegen die Kathode nicht verbleiben kann, da es nur mit wenigen Cilien thigmotaktisch fixiert ist, ist aus dem Energieverhältnis der an den beiden Seiten sitzenden Wimpern ersichtlich (Fig. 11).

Die nach der aperistomalen Seite drehende Kraft = 20 px — 20 en + 10 px + 10.2 kn + 15 lx + 15 kn — (40 rx — 40 en + 40 rx + 40 kn) = 10 x + 20 en — 5 kn.

Dieser kleine Ueberschuß vom motorischen Effekt der Wimpern an der peristomalen Seite wird bei den still sitzenden Spirostomumindividuen nicht wie bei den freischwimmenden und um ihre Längsachse drehenden kompensiert, sondern zwingt die Tiere, sich nach der aperistomalen Seite zu wenden.

So werden also auch die thigmotaktischen Spirostomen infolge des motorischen Effekts der in entgegengesetztem Sinne erregten Wimpern nach und nach in die Richtung gegen die Kathode geführt und sammeln sich, wie wir gesehen haben, früher oder später in der Kathodenhälfte des Mikroaquariums an. Somit sind die galvanotaktischen Erscheinungen des Spirostomums bei schwachen Strömen analysiert, und es hat sich gefunden, daß sie zwanglos aus dem motorischen Effekt der galvanisch gereizten Wimpern erklärt werden können. Gehen wir also in unserer Untersuchung weiter, um die Ursache für die Erscheinung zu suchen, daß die kathodische Galvanotaxis des Spirostomums bei stärkeren Strömen nicht mehr zum Ausdruck kommt, trotzdem dieselbe Erregung der Wimpern vorhanden ist.

Die Ursache für das Verhalten des Spirostomums bei mittelstarken und stärkeren Strömen.

Wie ich in meiner ersten Mitteilung[1]) schon hervorgehoben habe, nimmt zuerst die kontraktorische Energie der Anodenwimpern bei schwachen Strömen in gleichem Maße zu, wie die der Kathodenwimpern durch ihre Expansionserregung verkleinert wird. Dies hat, wie wir auch bei Spirostomum soeben gefunden haben, zur Folge, daß die Tiere sich ungefähr mit ihrer normalen Schwimmgeschwindigkeit nach der Kathode bewegen können. Die kontraktorisch schlagenden Anodenwimpern aber erreichen bei Erhöhung der Stromstärke viel schneller die Maximalgrenze ihrer Energieentwickelung als die expansorisch erregten Kathodenwimpern[2]). Wenn man also die Stromstärke langsam erhöht, so kann man, wenn die Infusorien eine

1) l. c.
2) H. WALLENGREN, l. c. p. 370—371.

solche Verstärkung des Stromes aushalten können, früher oder später zu einem Punkt kommen, wo die Kathodenwimpern ebensoviel Energie im Sinne ihrer Expansionsschläge wie die Anodenwimpern durch ihre Kontraktionsschläge entwickeln.

Jetzt schließen wir einen Strom von etwa 0,3 MA und beobachten im Wasser mit suspendierten Karminkörnchen ein in antidromer Lage freischwimmendes Spirostomum. Sogleich sehen wir, daß die kleinen Körnchen an der hinteren kathodischen Körperhälfte schnell nach hinten, an der vorderen Anodenhälfte dagegen schnell nach vorn getrieben werden. Es ist also ohne weiteres klar, daß bei dieser Stromstärke die Kathodenwimpern eine Energie im Sinne ihrer Expansionsschläge entwickeln. Haben wir vorher den motorischen Effekt dieser Wimpern mit x — en bezeichnet, so müssen wir jetzt ihren motorischen Effekt mit einer Formel ausdrücken, in welcher die Expansionsenergie größer als die Kontraktionsenergie ist. Bevor wir aber diese Größe aufstellen können, müssen wir eine andere Frage ins Auge fassen, nämlich die, wie die Expansionsenergie der sämtlichen Kathodenwimpern sich zur Kontraktionsenergie der Anodenwimpern verhält. Aus dem Verhalten der antidrom schwimmenden Spirostomen bei der Schließung des Stromes geht hervor, daß die kontraktorisch und expansorisch schlagenden Wimpern ungefähr denselben motorischen Effekt entwickeln müssen, denn wie wir sehen, stehen die Tiere entweder ganz still oder schwimmen ganz langsam vorwärts. Wir müssen also zuerst einen Ausdruck für den motorischen Effekt der Anodenwimpern gewinnen. Bei schwachen Strömen haben wir diesen mit x + kn und px + 2 kn veranschaulicht. Die Energie dieser Wimpern ist aber jetzt viel größer. Die Karminkörnchen werden in eine ungemein lebhafte Bewegung versetzt. Wir wollen also annehmen, daß die Körperwimpern einen motorischen Effekt von x + 2 kn entwickeln. Die Peristommembranellen, die ja viel größer und kräftiger sind, müssen offenbar auch bei dieser Stromstärke einen verhältnismäßig größeren motorischen Effekt entwickeln, und so können wir diesen in der Formel px + 4 kn ausdrücken. Nachdem wir also den Ausdruck für den motorischen Effekt der Anodenwimpern aufgestellt haben, ist es unschwer, den für die Kathodenwimpern zu finden, da ja, wie soeben hervorgehoben wurde, die in entgegengesetzter Richtung schlagenden Wimpern ungefähr dieselbe Energie entwickeln müssen. Wir können also den motorischen Effekt der expansorisch erregten Körperwimpern mit der Formel 6 en — x und den der Peristomwimpern mit der Formel

14 en — px veranschaulichen. Nachdem wir so die Ausdrücke für den von den Wimpern in verschiedenem Erregungszustand entwickelten motorischen Effekt gewonnen haben, können wir zu einer näheren Untersuchung der Frage übergehen, wie sich das Verhalten des Spirostomums, wenn es in verschiedenen Lagen von einem stärkeren Strom getroffen wird, aus den Energieverhältnissen des Wimperschlages erklären läßt.

Zuerst richten wir unsere Aufmerksamkeit auf ein in antidromer Stellung freischwimmendes Spirostomum und schließen einen Strom von 0,3 MA. Bei dieser Stromstärke haben wir ja schon gesehen, daß die Wimpern in Anoden- und Kathodenerregung einen motorischen Effekt von ungefähr derselben Größe entwickeln, daß also $px + 4\ kn + x + 2\ kn = 14\ en - px + 6\ en - x$ sein muß. Früher haben wir angenommen, daß $px = 2{,}5\ x$ ist. Wir können also das oben aufgestellte Verhältnis in folgender Weise vereinfachen: $3{,}5\ x = 10\ en - 3\ kn$. In der antidromen Lage sind bekanntlich die Wimpern an der vorderen Körperhälfte kontraktorisch und die an der hinteren Körperhälfte expansorisch erregt. Wir können also für Spirostomum in dieser Stellung folgendes Verhältnis aufstellen (Fig. 3, p. 529):

Die nach vorn treibende Kraft

$$= 20\ px + 20 . 4\ kn + 40\ rx + 40 . 2\ kn - (10 . 14\ en - 10\ px + 15 . 6\ en - 15\ lx + 40 . 6\ en - 40\ rx).$$

Da, wie vorher angenommen ist, $px = 2{,}5\ x$, rx und $lx = x$, kn und $en = 0{,}5\ x$ sind, so können wir diese Werte in die oben stehende Formel einführen und finden dann, daß die nach vorn treibende Kraft mit $15\ x$ ausgedrückt werden kann. In dieser Lage wird also Spirostomum von einem sehr unbedeutenden motorischen Effekt nach vorn getrieben, und wir haben ja in der That gesehen, daß viele Individuen sehr langsam vorwärts schwimmen. Diese kleine Kraft genügt aber offenbar in vielen Fällen nicht, Spirostomum vorwärts zu treiben, daher stehen auch viele Individuen bei der Stromschließung still und müssen auch wie die noch vorwärtsschwimmenden infolge ihres specifischen Gewichts, und da die treibende Kraft zu klein ist, auf den Boden sinken.

Wenn wir das Verhältnis der in dieser Stellung nach den verschiedenen Seiten treibenden Kräfte berücksichtigen, so finden wir, daß die nach der aperistomalen Seite drehende am größten ist:

$$20\ px + 20 . 4\ kn + 40 . 6\ en - 40\ rx - (10 . 14\ en - 10\ px + 15 . 6\ en - 15\ lx + 40\ rx + 40 . 2\ kn).$$

Nach Einführung der schon angegebenen Werte für px, rx und lx können wir diese Kraft in der einfacheren Formel ausdrücken: 10 x + 10 en. Daher müssen auch die vorwärtsschwimmenden Spirostomen langsam früher oder später beim geschlossenen Strom nach der aperistomalen Seite hin drehen und die am Boden thigmotaktisch liegenden, wenn sie nicht mit einer größeren Kraft festgehalten werden, sich ebenfalls gegen dieselbe Seite wenden.

Wir sind von der Annahme ausgegangen, daß die Energie der im entgegengesetzten Sinne erregten Wimpern gleich war. Vielleicht kann es auffallen, daß das Spirostomum in antidromer Stellung sich trotzdem nicht in einer Gleichgewichtslage befindet. Das beruht aber offenbar darauf, daß die Peristomwimpern, die viel größer und breiter sind, immer eine größere Energiemenge als die an der entgegengesetzten Seite gelegenen Körperwimpern entwickeln.

Noch einen Umstand bei den antidrom freischwimmenden Spirostomen müssen wir ins Auge fassen. Wir sahen, daß sie immer in völlig ausgestrecktem Zustande während der Stromdauer verblieben, und wenn sie vor der Stromschließung auf irgend eine Weise gebogen waren, wenn sie nur in antidromer Stellung lagen, sich ebenfalls augenblicklich wieder ausstreckten. Dies Verhältnis ist zweifellos auch eine Folge der Wirkung der an der Anoden- und Kathodenhälfte des Körpers sitzenden und in entgegengesetztem Sinne erregten Wimpern. Die Anodenwimpern streben, den Körper vorwärts zu treiben, während die Kathodenwimpern mit ungefähr derselben Energie den Körper rückwärts zu treiben versuchen. Da also die motorische Kraft der Wimpern die beiden Körperhälften auseinanderzuziehen strebt, so muß natürlich der biegsame und weiche Körper gedehnt werden und in ausgestrecktem Zustande so lange verharren, bis er eine andere Stellung zum Strom eingenommen hat, oder bis das Tier infolge einer äußeren oder inneren Reizung die Myoneme im Ektoplasma kontrahiert und somit die streckende Wirkung der galvanisch erregten Wimpern überwindet.

Nunmehr suchen wir ein homodrom freischwimmendes Spirostomum auf, um die Wirkung der Energieverhältnisse der Anoden- und Kathodenwimpern bei derselben Stromstärke zu untersuchen. In dieser Lage sind die Wimpern der vorderen Körperhälfte expansorisch und die der hinteren kontraktorisch erregt (Fig. 4, p. 530). Das Verhältnis des motorischen Effekts der in entgegengesetztem Sinne schlagenden Wimpern können wir in folgender Formel veranschaulichen:

Die nach hinten treibende Kraft:

$$20 . 14 \text{ en} - 20 \text{ px} + 40 . 6 \text{ en} - 40 \text{ rx} - (10 \text{ px} + 10 . 4 \text{ kn} + 15 \text{ lx} + 15 . 2 \text{ kn} + 40 \text{ rx} + 40 . 2 \text{ kn}).$$

Da px = 2,5 x, lx und rx = x sind, so können wir anstatt px, rx und lx x einführen. Wir bekommen dann folgendes Verhältnis:

$$520 \text{ en} - 170 \text{ x} - 150 \text{ kn}.$$

Ferner haben wir schon angenommen, daß en und kn = 0,5 x sind. Also können wir diese Formel weiter vereinfachen und mit 30 en ausdrücken. Mit einer Kraft von 30 en wird also Spirostomum rückwärts getrieben. Bei schwachen Strömen schwamm, wie wir sahen, Spirostomum in dieser Stellung nach der Kathode, jetzt aber muß er mit dem Hinterpole voran nach der Anode schwimmen. Ferner liegt in dieser Lage eine nach der aperistomalen Seite drehende Kraft vor, was aus der Formel ersichtlich ist (Fig. 4, p. 530):

$$20 . 14 \text{ en} - 20 \text{ px} + 40 \text{ rx} + 40 . 2 \text{ kn} - (10 \text{ px} + 10 . 4 \text{ kn} + 15 \text{ lx} + 15 . 2 \text{ kn} + 40 . 6 \text{ en} - 40 \text{ rx}).$$

Setzen wir den Wert der Größe px ein, so können wir die Formel zu folgendem Ausdruck vereinfachen:

$$40 \text{ en} - 10 \text{ x} + 10 \text{ kn}.$$

Da aber kn und en mit 0,5 x gleich sind, kann man diese Kraft mit 30 en ausdrücken. Trotzdem aber haben wir gefunden, daß Spirostomum sich bei seinem Rückwärtsschwimmen nach der peristomalen Seite wandte. Infolge der starken Expansionsschläge der vorderen Peristomwimpern wird der vordere Körperteil nach der Peristomseite ein wenig gebogen, und diese Krümmung zusammen mit den hinteren stark kontraktorisch schlagenden Peristomwimpern zwingt offenbar das Tier bei seiner Rückwärtsbewegung, trotzdem eine schwach nach der aperistomalen Seite drehende Kraft vorhanden ist, in einem nach der Peristomseite zu gebogenen Kreise zu schwimmen.

Da die motorische Kraft auch in dieser homodromen Lage sehr klein ist, nicht größer als die in der antidromen Lage vorwärts treibende Kraft, muß auch Spirostomum jetzt nach dem Boden sinken, um sich früher oder später thigmotaktisch zu fixieren.

Aus dem oben Gesagten geht also mit aller wünschbaren Deutlichkeit hervor, daß das freischwimmende Spirostomum, wenn es in antidromer oder homodromer Lage vom

galvanischen Strom von etwa 0,3 MA getroffen wird, sich immer früher oder später, wenn es nicht vorher zu Boden gesunken ist, infolge des motorischen Effekts der in entgegengesetztem Sinne erregten Wimpern transversal einstellen muß.

Hat aber das freischwimmende Spirostomum die senkrechte Stellung zum Strom eingenommen, so kann es nicht in dieser Lage ruhig verbleiben, denn wie es auch seine Peristomseite wende, gegen die Anode oder die Kathode, stets wirkt der ganze motorische Effekt der sämtlichen Wimpern als eine nach der Kathode hin drehende Kraft, was ohne weiteres aus den Figg. 8 und 10 ersichtlich ist. Spirostomum muß also in dieser Richtung ausschlagen. Sobald das Tier sich gegen die Kathode einstellt, wird es wieder gezwungen, wie schon gezeigt ist, in die transversale Lage zurückzugehen. Gewöhnlich aber sinkt Spirostomum binnen kurzem auf den Boden und setzt sich da fest.

Wir haben also jetzt die mechanischen Ursachen für das Verhalten der freischwimmenden Spirostomen klargelegt und können uns somit zu einer näheren Untersuchung über die Ursachen für das Verhalten dieses Infusors im thigmotaktischen Zustande wenden. Zuerst erinnern wir uns, wie sich ein mit seinem hinteren Körperpole thigmotaktisch fixiertes Individuum bei Schließung eines 0,3 MA starken Stromes verhielt. Es blieb in ausgestrecktem Zustande still liegen, und wenn es beim Stromschließen gebogen war, streckte es sich augenblicklich aus. Daß Spirostomum sich infolge des motorischen Effekts der Anoden- und Kathodenwimpern so verhalten muß, geht ohne weiteres aus den Erörterungen über die in dieser Stellung freischwimmenden Individuen hervor (Fig. 3, p. 529). Im thigmotaktischen Zustande ist offenbar die Wirkung der Kathodenwimpern völlig aufgehoben, da ja der Hinterpol fixiert ist. Die freischwebende vordere Körperhälfte wird infolgedessen von dem nach vorn treibenden motorischen Effekt der Anodenwimpern so weit nach vorn getrieben, wie der weiche Körper es erlaubt, und somit streckt sich Spirostomum aus. Da aber die nach vorn treibende Kraft der Anodenwimpern wie bei den freischwimmenden Individuen durch den motorischen Effekt der Kathodenwimpern verkleinert ist, so kann Spirostomum sich, auch wenn es nur mit wenigen Hinterpolwimpern fixiert ist, nicht losreißen, sondern muß, da die kontraktorisch erregten Peristomwimpern einen etwas größeren motorischen Effekt als die an der entgegengesetzten Seite ebenfalls kontraktorisch er-

regten Körperwimpern entwickeln (Fig. 3, p. 529), nach der aperistomalen Seite drehen, wenn das Tier nicht zu stark thigmotaktisch beeinflußt ist. Ist dagegen Spirostomum stärker thigmotaktisch mit vielen Wimpern der hinteren Körperhälfte fixiert, so kann es sich zwar eine oft ziemlich lange Zeit in der antidromen Lage halten, aber früher oder später nimmt gewöhnlich der galvanische Reiz überhand, und Spirostomum muß sich dann mit zwingender Notwendigkeit nach der aperistomalen Seite drehen und sich transversal einstellen.

Die, wie es scheint, sehr verwickelten schlängelnden Bewegungen, die Spirostomum, in homodromer Lage vom Strom getroffen, ausführt, erklären sich auch zwanglos aus dem von den galvanisch gereizten Wimpern entwickelten motorischen Effekt, wenn wir nämlich gleichzeitig berücksichtigen, daß der hintere Körperpol fixiert ist. Die expansorisch erregten Wimpern der vorderen Körperhälfte streben, Spirostomum rückwärts zu treiben (Fig. 5, p. 531). Infolge der Fixierung des Hinterpoles ist aber eine Rückwärtsbewegung des Spirostomums nicht möglich. Ferner wirken die Anodenwimpern des hinteren Körperteils, die nicht thigmotaktisch fixiert sind, nach vorn und streben, die hintere Körperhälfte in transversaler Lage zu halten. Außerdem ist der hintere Körperteil ja auch in dieser Stellung durch die am Ende haftenden Wimpern fixiert. Da ferner die Peristomwimpern einen etwas größeren motorischen Effekt im Sinne ihrer Expansionsschläge entwickeln als die an der entgegengesetzten Seite sitzenden Körperwimpern, was aus folgender Formel klar hervorgeht (Fig. 5, p. 531):

$$20 \,.\, 14\, en - 20\, px - (40 \,.\, 6\, en - 40\, rx) = 40\, en - 10\, x,$$

so muß, wenn wir alle diese Verhältnisse in Betracht ziehen, wie leicht ersichtlich, der sehr weiche Körper sich an seiner Mitte nach der peristomalen Seite biegen, während gleichzeitig die vordere freie Körperhälfte nach hinten und nach außen gegen dieselbe Seite in der Richtung, welche die Pfeile in Fig. 5 angeben, geführt wird, so wie wir es schon gesehen haben (Fig. 6, p. 531). Da in dieser Lage (Fig. 6) die nach der Peristomseite wirkende Kraft immer noch vorhanden ist, so kann das Tier sich nicht in dieser Stellung lange halten, sondern die freie Körperhälfte muß weiter nach derselben Richtung gedreht werden und kommt so zuletzt in eine mehr oder weniger rechtwinklige Lage zum fixierten Hinterende transversal zum Strom zu liegen (Fig. 7, p. 532). Sind nur wenige Wimpern an dem Hinterpole thigmotaktisch beeinflußt, oder werden beim Ausschlagen

des freien vorderen Körperteils viele fixierte Wimpern losgerissen, so muß offenbar Spirostomum mit seinem ganzen Körper in die transversale Lage übergehen und die Stellung wie in Fig. 8 oder 10 einnehmen. Selten aber wendet, wie früher erwähnt ist, Spirostomum die Peristomteile gegen die Anode, gewöhnlich, wenn nicht immer, dreht es sich beim Uebergang in diese Stellung 180° um seine Längsachse, wie in Fig. 7, und kommt somit in die Stellung wie in Fig. 8 zu liegen. In der transversalen Lage kann Spirostomum sich wieder fixieren und sogar bisweilen in eine totale Thigmotaxis übergehen. Die meisten Körperwimpern, sowie die sämtlichen Peristomwimpern sind, wie oben erwähnt, in diesem Falle ganz ruhig oder schlagen nur dann und wann, nach längeren oder kürzeren Ruhepausen langsam im Sinne der galvanischen Reizung. Ohne Zweifel sind es solche total thigmotaktischen Individuen, die Pearl beobachtet hat, und welche ihn veranlaßt haben, eine paralysierende Einwirkung des Stromes an Spirostomum in transversaler Stellung anzunehmen. Diese Sistierung der Wimperbewegungen ist aber offenbar keine Wirkung des konstanten Stromes. Wie wir schon gesehen haben, kommen die Spirostomen nämlich gewöhnlich gar nicht zur Ruhe in der transversalen Lage, sondern pendeln hin und her in Richtung gegen die Kathode, und die freischwimmenden Individuen, die also nicht thigmotaktisch beeinflußt sind, verhalten sich auch in senkrechter Stellung niemals ruhig. Sind also nur wenige Wimpern an der hinteren Körperhälfte thigmotaktisch beeinflußt, was gewöhnlich der Fall ist, so kann Spirostomum sich in dieser Stellung nicht halten. Wie das Tier auch liegt, ob es die Lage wie in Fig. 8 oder 10 einnimmt, stets muß es sich bald nach der Kathode hin mit seinem freien Körperteil wenden, denn in dieser Richtung wirkt eine bedeutende drehende Kraft, die durch den motorischen Effekt der sämtlichen Wimpern repräsentiert wird, wie aus den Figg. 8 und 10 zu sehen ist. Diese Kraft ist natürlich am größten an dem Teil des Körpers, wo die Peristomwimpern sitzen, und daher muß auch Spirostomum diesen Teil nach der Kathode biegen und somit in die Stellung wie in Fig. 9 übergehen. Sobald Spirostomum in diese Stellung gekommen ist, hört aber die nach dieser Richtung drehende Kraft auf, während sich eine in entgegengesetzter Richtung wirkende Kraft, wie schon vorher gezeigt ist, einstellt.

Also muß aus dieser Stellung das Tier wieder in die transversale Lage übergehen. Anders verhält es sich, wenn Spirostomum sich so biegt, daß es die Peristomseite nach innen, wie in Fig. 14, p. 552

wendet. Eine solche Stellung kann das Tier einnehmen dadurch, daß es entweder aus der Lage wie in Fig. 8 infolge der drehenden Kraft den vorderen freien Körperteil einfach nach der Kathode biegt, oder dadurch, daß es eine solche Biegung aus der Lage wie in Fig. 10 unter einer Drehung von 180° um seine Längsachse ausführt. Wie das Tier aber auch in diese Stellung kommt, immer kann es die Biegung mit der freien Körperhälfte nach der peristomalen Seite weit über die zur Stromrichtung parallele Lage fortsetzen, so daß die vordere Körperhälfte einen spitzen Winkel zur fixierten hinteren Körperhälfte bildet. Aus der Fig. 14 geht nämlich deutlich hervor, daß die nach der Peristomseite drehende Kraft, auch wenn der vordere Körperteil in eine homodrome Lage gekommen ist, doch nach derselben Seite wirkt. Sobald aber der freie Körperteil über einen gewissen Winkel zur Stromrichtung hinaus gedreht ist, werden die Peristomwimpern kontraktorisch erregt, und die freie Körperhälfte schnellt dann wieder zurück. Es scheint mir nicht nötig, auf eine weitere Erklärung der übrigen Biegungen und schlängelnden Bewegungen des *Spirostomums* näher einzugehen. Aus dem Gesagten dürfte ohne weiteres klar hervorgehen, *daß sie sämtlich aus dem Verhältnis des motorischen Effekts der in entgegengesetztem Sinne erregten Wimpern erklärlich sind, wenn man gleichzeitig berücksichtigt, daß eine größere oder kleinere Menge der Wimpern an der Hinterhälfte des Körpers thigmotaktisch fixiert sind.*

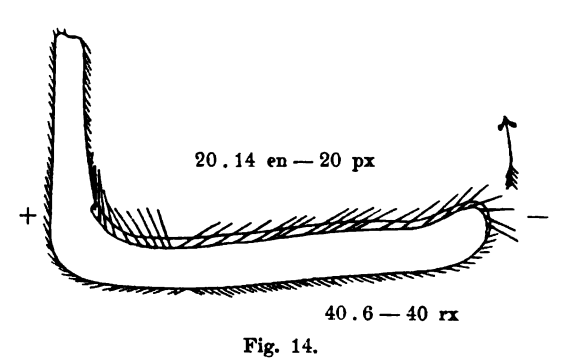


Fig. 14.

Nach dieser Analyse der galvanischen Erscheinungen bei *Spirostomum* möchte ich die Hauptergebnisse meiner Untersuchungen unter Berücksichtigung der Erklärungsversuche früherer Verfasser kurz zusammenfassen.

1) *Bei schwachen Strömen sind auch die ganz unbeschädigten Spirostomen ausgeprägt kathodisch galvanotaktisch.* Es ist somit nicht, wie Kölsch es gemacht hat, um eine kathodische Galvanotaxis bei

diesen Infusorien hervorzurufen, nötig, sie auf Paramaecium-Größe einzuschmelzen.

2) Bei mittelstarken und stärkeren Strömen wird die kathodische Galvanotaxis ganz aufgehoben. Spirostomum kann weder zur Kathode noch zur Anode schwimmen, sondern verbleibt gewöhnlich auf ungefähr derselben Stelle, wo es bei der Stromschließung sich befand, stellt sich früher oder später transversal ein, kann aber in dieser Stellung gewöhnlich nicht ruhig verharren, sondern macht nach längeren oder kürzeren Ruhepausen schlängelnde Bewegungen in der Richtung gegen die Kathode.

3) Die Wimpern werden schon durch schwache Ströme galvanisch gereizt, die Myoneme aber erst bei stärkeren Strömen. Es treten nämlich bei Schließung und Oeffnung heftige Kontraktionen in den Myonemen ein, wenn der Strom in ihrer Längsrichtung fließt. Bei noch stärkeren Strömen (2 MA) verfallen die Myoneme in eine Dauerkontraktion. Ein senkrecht gegen ihre Längsachse gerichteter Strom ruft keine Erregung hervor.

4) Hinsichtlich des Einflusses des konstanten Stromes auf die Wimperbewegung stimmt Spirostomum mit den übrigen untersuchten Infusorien völlig überein. Somit können wir als sichergestellt ansehen, daß dasselbe polare Erregungsgesetz für alle Infusorien Giltigkeit hat, nämlich, daß die Anodenwimpern kontraktorisch und die Kathodenwimpern expansorisch erregt werden. Wenn aber dieselbe polare Erregung bei Spirostomum, Paramaecium und Opalina vorhanden ist, kann man nicht länger eine transversale Galvanotaxis im früheren Sinne aufrecht erhalten. Der galvanische Strom verursacht nicht, wie Pearl angenommen hat, bei Spirostomum in transversaler Lage eine Sistierung der Wimperbewegung. Auch kann man nicht mit Kölsch annehmen, daß die „transversale Galvanotaxis“, also das Verhalten des Spirostomums bei stärkeren Strömen, auf der Größe und Biegsamkeit dieses Infusors beruht.

Es ist mir übrigens ganz unverständlich, wie KÖLSCH sich vorstellt, daß die Größe und Biegsamkeit eines Infusors die galvanotaktischen Erscheinungen völlig verhindern kann, wenn das betreffende Infusor sich überhaupt in einer bestimmten Schwimmbahn zu bewegen vermag.

PÜTTER hat für das Verständnis der galvanotaktischen Erscheinungen bei Spirostomum in der Thigmotaxis ein wichtiges Moment gefunden, wenn er auch die Bedeutung der Thigmotaxis überschätzt hat. Als eine Interferenzerscheinung der kathodischen Galvanotaxis und der Thigmotaxis allein kann man die transversale Einstellung des Spirostomums nicht ansehen. Ich brauche nur daran zu erinnern, daß auch die freischwimmenden Spirostomen sich gewöhnlich senkrecht zum Strom einstellen.

5) Für die Einstellung des Spirostomums bei schwachen Strömen auf die Kathode hin ist der durch Kontraktionsschläge wirkende Drehungsmechanismus allein bestimmend. Das Schwimmen nach der Kathode resultiert aus dem durch die Schlagbewegung sämtlicher Wimpern entwickelten motorischen Effekt.

6) Daß Spirostomum bei stärkeren Strömen sich nicht mehr nach der Kathode bewegen kann, beruht darauf, daß die kathodisch erregten Wimpern ebenso viel oder beinahe so viel Energie im Sinne ihrer Expansionsschläge wie die anodisch erregten im Sinne ihrer Kontraktionsschläge entwickeln. Da infolgedessen der gesamte motorische Effekt der in entgegengesetzter Richtung schlagenden Wimpern sehr klein wird, kann Spirostomum sich trotz der galvanischen Reizung jetzt thigmotaktisch festhalten, während es bei schwachen Strömen, bei denen die sämtlichen Wimpern eine in derselben Richtung wirkende motorische Kraft entwickeln, oft oder sogar gewöhnlich losgerissen wird. Die wurmartigen Krümmungen, die Spirostomum im thigmotaktischen Zustande bei geschlossenem Strom ausführt, sind zwar eine Interferenzerscheinung der Galvanotaxis und der Thigmotaxis, und daß Spirostomum sich in transversaler Lage eine kürzere oder längere Zeit halten kann, hängt

ebenfalls vom Kontaktreiz ab, aber daß es sich transversal einstellen muß, ist eine Folge der in entgegengesetztem Sinne erregten Wimpern, und daß es sich nicht bei stärkeren Strömen losmachen kann, wird durch den Umstand verursacht, daß der motorische Effekt der Anodenwimpern und der der Kathodenwimpern einander entgegenwirken und aufheben. Eine Schwimmbewegung in der Richtung sowohl gegen die Kathode wie gegen die Anode wird von den expansorisch erregten Wimpern verhindert. Da ferner die Bewimperung an den beiden Körperseiten nicht gleichförmig ist, so kann Spirostomum niemals in eine völlige Ruhelage kommen, sondern muß in transversaler und homodromer Lage schlängelnde Bewegungen ausführen.

Aus allem geht also klar hervor, daß es in erster Hand die von dem galvanischen Strom bewirkte Erregung der Wimpern ist, die die Ursache der galvanotaktischen Erscheinungen bei Spirostomum wie bei den übrigen Infusorien bildet, und daß nur eine Form der polaren Erregung bei den Infusorien vorhanden ist.

Zur Genese der reflektorischen Tetani.

Von Silvestro Baglioni,
Assistent am physiologischen Institut zu Göttingen.

(Aus dem physiologischen Institut zu Göttingen.)

Mit 2 Kurven.

(Der Redaktion zugegangen am 2. Januar 1903.)

In meiner Arbeit über die „Physiologische Differenzierung verschiedener Mechanismen des Rückenmarkes“ [1]) habe ich u. a. nachgewiesen, daß die gewöhnlichen, langdauernden Tetani, welche man bei strychninisierten Fröschen durch momentane Berührung oder durch irgendwelche andere momentane Reizung der Haut oder direkt des Rückenmarkes oder einer hinteren Wurzel erzielen kann, lediglich auf reflektorische Vorgänge und nicht auf andauernde automatische Entladungen der Centra zurückzuführen sind. Ich konnte zeigen, daß nach absoluter Ausschaltung aller afferenten Bahnen — wie man sie mit Durchschneidung des Rückenmarkes unterhalb der Medulla oblongata und gleichzeitiger Abtrennung der sämtlichen hinteren Wurzeln am besten erreichen kann — nicht mehr die bekannten langdauernden Tetani, sondern nur auffällig kurze und mit jenen unvergleichbare Tetani bei Reizung des centralen Stumpfes einer hinteren Wurzel oder bei momentaner direkter Reizung des Rückenmarkes auftreten. Nur unter einer einzigen Bedingung ist es möglich, diese

1) Archiv f. Anat. u. Physiol., Suppl., 1900, p. 193.



kurzen Tetani zu verlängern — wenn man nämlich nicht eine momentane, sondern eine längerdauernde Reizung anwendet. Dann zeigt sich, daß die so erzielten Tetani in ihrer Dauer genau der Dauer der Reizung entsprechen. Mit anderen Worten: es sind, um einen langdauernden Tetanus zu erzielen, außer der ersten (primären) momentanen Reizung (Berührung der Haut oder bezw. direkt des Rückenmarkes) noch weitere Reizungen nötig, die beim intakten Strychninfrosch ebenfalls durch die hinteren Wurzeln den Centren zugeführt werden. Diese weiteren Reizungen, die man als sekundäre Reizungen bezeichnen kann, werden bei einem normalen Strychninfrosch durch die ersten reflektorischen Zuckungen der Muskeln automatisch erzeugt, indem diese Zuckungen wieder neue Erregungen der centripetalen (sensitiven) Nerven hervorrufen u. s. w., welche bei der enorm gesteigerten Erregbarkeit der hinteren Hörner genügend starke Wirkung haben, um weitere neue Entladungen der motorischen Centren, bezw. weitere neue Reflexzuckungen der Muskeln auszulösen, die schließlich als langdauernde Tetani zum Ausdruck kommen.

Bei den oben citierten Versuchen habe ich mich, wie gesagt, für die erste Reizung, nach absoluter Ausschaltung aller afferenten Bahnen, der direkten Reizung entweder eines centralen Wurzelstumpfes oder des Rückenmarkes selbst bedient. Neuerdings habe ich dasselbe Resultat, vielleicht noch deutlicher, auf einem anderen Wege gewonnen, indem ich nämlich nicht mehr das Centralnervensystem direkt momentan reizte, sondern die Haut selbst, wie gewöhnlich. Zu diesem Verfahren veranlaßten mich die Versuche von Burdon Sanderson und Buchanan[1]). Man kuraresiert vollkommen einen Frosch mit Ausschaltung eines Beines, indem man vorher die betreffende Arteria ischiadica unterbindet oder das ganze Bein mit Ausnahme des Nervus ischiadicus, wie es die genannten Verfasser machten, umschnürt.

Nachdem die totale Lähmung des übrigen Körpers des Frosches eingetreten ist, legt man das Rückenmark bloß und durchschneidet die 6 unteren hinteren Wurzeln derjenigen Seite, welche dem von der Kurarewirkung ausgeschalteten Bein entspricht. Dann trennt man das Rückenmark gerade im Niveau der obersten

1) Journ. of Physiol., Vol. 28, 1902, No. 5, und Centralbl. f. Physiol., Bd. 16, 1902, No. 12.

durchschnittenen hinteren Wurzel ab, um den Einfluß der höhergelegenen Centra zu beseitigen. Hierauf betupft man sorgfältig mit einer mit Watte umwickelten und mit einer schwachen Strychninlösung befeuchteten Nadelspitze[1]) die so isolierte Pars lumbalis des Rückenmarkes. Wenn man nunmehr die Haut des kuraresierten Beines mit einzelnen Induktionsöffnungsschlägen reizt, sieht man, daß zunächst gar keine Zuckung am anderen Bein auftritt, aber je weiter die Wirkung des Strychnins auf die Centra vorschreitet, um so stärker und deutlicher antwortet das andere Bein auf die einzelnen Induktionsschläge mit Zuckungen: diese Zuckungen aber, oder genauer diese sehr kurzen Tetani, gewinnen niemals den Charakter eines gewöhnlichen langdauernden Tetanus. Sie erscheinen stets kurz und momentan. Die Kurven vom Gastro-

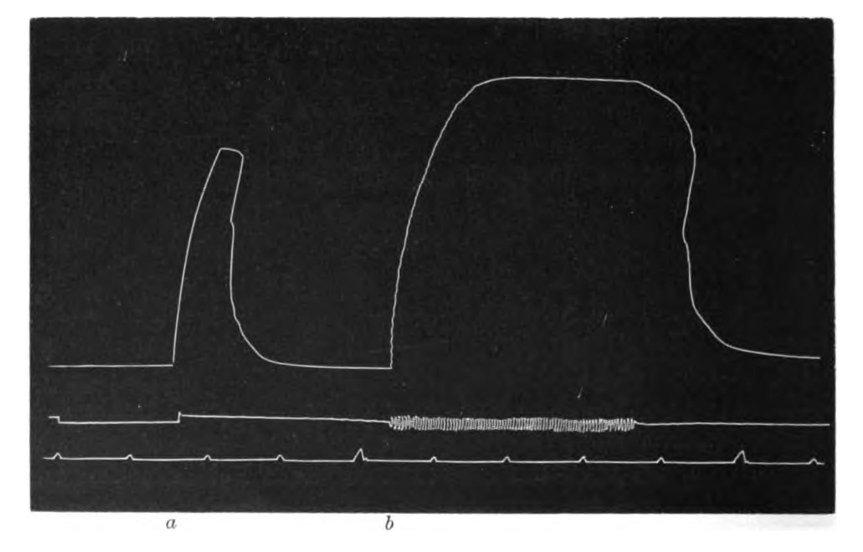


Fig. 1.

cnemius eines so behandelten Frosches (Fig. 1*a*) veranschaulichen diese Thatsache zur Genüge. Kurve 1 zeigt bei *a* die Wirkung eines einzelnen Oeffnungsinduktionsschlages: die mittlere Linie zeigt den Moment des Oeffnungsschlages, die untere die Zeit in Sekunden. Der Einwand, welcher möglicherweise gemacht werden könnte, daß

1) S. BAGLIONI, Chemische Reizung des Großhirns beim Frosche. Centralbl. f. Physiol., Bd. 14, 1900, No. 5.

dabei etwa die Centra durch die Operation so sehr leiden, daß sie überhaupt nicht mehr fähig wären, Tetani zu erzeugen, wird von vornherein ausgeschlossen durch die Thatsache, daß ein genau ebenso operierter Frosch unter genau denselben Bedingungen, nur ohne Kuraresierung, auf einzelne Reizungen in langdauernde Tetani verfällt (Fig. 2).

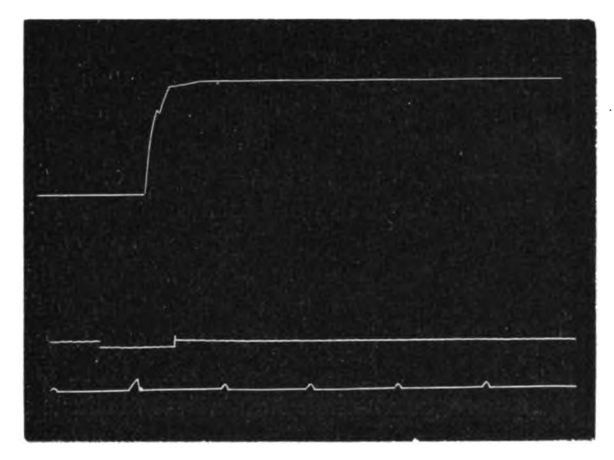


Fig. 2.

Der Versuch ist klar: infolge der Kuraresierung können sich die Muskeln der einen Seite nicht kontrahieren, und so fehlen die sekundären Reizungen, die von hier, durch die Tetani hervorgerufen, die Centra immer wieder erregen; die hinteren Wurzeln der anderen Seite sind durchschnitten, und so können die sekundären Reizungen, die durch die ersten reflektorischen Zuckungen erzeugt werden, nicht mehr zu den Centren weitergeleitet werden. Es giebt also jetzt keine Möglichkeit mehr zur Erzeugung langdauernder Tetani durch einen momentanen Reiz.

Uebrigens liefert eine weitere Widerlegung des Einwandes, daß die Centra durch die Operation für tetanische Erregungen unfähig geworden wären, die Thatsache, daß man bei einem so behandelten Frosch wirkliche Tetani hervorrufen kann, wenn man anstatt eines einzelnen Oeffnungsinduktionsschlages eine ganze Reihe von Induktionsschlägen hintereinander einwirken läßt. Fig. 1b zeigt die Wirkung einer derartigen Reizung: die Zahl der Induktionsschläge ist aus der mittleren Linie zu ersehen. Aus solchen Kurven kann man außerdem sehr deutlich erkennen, daß die Dauer

des Tetanus bis zu einer gewissen Grenze proportional der Dauer der Reizung ist.

BURDON SANDERSON und BUCHANAN geben an (l. c.), bei ihrer ähnlichen Versuchsanordnung entgegengesetzte Resultate bekommen zu haben. Indessen scheinen mir diese Resultate, soweit ich nach ihrer Beschreibung urteilen darf, wohl dadurch bedingt zu sein, daß sie nicht die sämtlichen afferenten Bahnen ausgeschlossen haben; sie haben, wie es scheint — da in ihren Berichten nichts darüber gesagt ist — nicht die hier in Betracht kommenden Rückenmarkscentren vom Einfluß der oberen Teile des Centralnervensystems isoliert. Ich vermute, daß sie nicht, was ich schon in meinen früheren Versuchen als Notwendigkeit betont hatte, das Rückenmark unterhalb der Medulla oblongata durchschnitten haben.

Ich habe sehr oft und sehr gewissenhaft, wie sie es vorschreiben, ihre Versuche nachgeprüft. Ich bin dabei zu dem Resultate gekommen, daß man in der That bei einem so behandelten Frosch durch einzelne Induktionsschläge reflektorisch etwas längere Tetani hervorrufen kann, wenn man das Rückenmark nicht unterhalb der Medulla oblongata durchschnitten hat, was übrigens zu erwarten war nach den bereits in meiner früheren Arbeit mitgeteilten Versuchen (a. a. O. p. 213). Wenn man aber entweder vor oder nach der Strychninisierung das Rückenmark von den oberen Centralpartieen abtrennt, dann erhält man auf einzelne Induktionsschläge hin nur ganz kurze Tetani, wie sie in Fig. 1*a* abgebildet sind.

Uebrigens haben mir weitere Versuche gezeigt, daß die Entstehung dieser etwas länger dauernden Tetani im wesentlichen von der Erhaltung des Zusammenhanges der Medulla oblongata mit dem Rückenmark abhängig ist. Sie sind nämlich auch bei einem in obiger Weise behandelten Frosch (Kuraresierung mit Ausnahme eines Beines und Durchschneidung der 6 hinteren Wurzeln der betreffenden Seite) durch einzelne Oeffnungsinduktionsschläge noch zu erhalten, wenn man das Gehirn oberhalb der Medulla oblongata, nämlich zwischen Kleinhirn und Lobi optici durchtrennt.

— — —

Daß beim kuraresierten (mit Ausnahme eines Beines) Frosch nach Abtrennung des Rückenmarks von der Medulla oblongata auf Reizung mit einzelnen Induktionsschlägen nicht etwa eine einzelne Zuckung des Muskels, sondern kurze Tetani (Fig. 1*a*)

auftreten, ist ohne weiteres begreiflich, wenn man die Anordnung der Elemente und den Ablauf der Erregung im Reflexorgan ins Auge faßt. Von der gereizten Hautstelle geht die Erregung durch das Spinalganglienneuron in das Rückenmark. Da der Achsencylinder des Spinalganglienneurons sich im Rückenmark in einen auf- und einen absteigenden Ast teilt, von dem jeder durch zahllose Kollateralen nicht nur direkt, sondern in noch ausgedehnterem Maße durch Vermittelung von Strangzellen mit den motorischen Vorderhornneuronen jedes Rückenmarksniveaus in Verbindung tritt, so wird die Erregung beim Strychninfrosch dem Erfolgsorgan (Muskel) stets ungleichzeitig von zahllosen Neuronen zugeführt werden, so daß der Muskel nicht einen einzigen Impuls, sondern zahllose schnell aufeinander folgende einzelne Impulse von verschiedenen Niveaus des Rückenmarkes erhält. Die Zuckung muß also beim Strychninfrosch, bei dem sich die Erregung von der Eintrittsstelle her über das ganze Rückenmark ausbreitet, wenn sie auch noch so kurz ist, stets tetanischen Charakter haben.

Aus dem Gesagten können wir mit Sicherheit schließen, daß die hinteren Wurzeln bei Durchschneidung des Rückenmarkes unterhalb der Medulla oblongata eine große Bedeutung für die Entstehung der charakteristischen langdauernden Strychnintetani haben: daß nämlich zur vollständigen Entwickelung der gewöhnlichen langdauernden Tetani immer neue Reizungen von der Peripherie her durch die afferenten Bahnen (hinteren Wurzeln) zu den Centren gelangen müssen.

Die erste Reizung (primäre) repräsentiert die Hautreizung, in unserem Falle durch den Induktionsöffnungsschlag, die anderen (sekundären) Reizungen liefern hauptsächlich die afferenten (sensiblen) Haut-, Gelenk- und Muskelnerven, deren Endigungen durch die erste reflektorische Zuckung erregt werden. Bei der enorm erhöhten Erregbarkeit der Hinterhornzellen des Strychninfrosches sind diese an sich ziemlich schwachen sekundären Reizungen so lange ausreichend wirksam, bis die Centra für den Augenblick ermüdet sind[1]. Nach einer Pause findet indessen eine genügende Erholung der Centra statt, und dann sind sie wieder zu neuen tetanischen Erregungen fähig. Also ist bei den gewöhnlichen Tetani nichts anderes im Spiel als einfache

1) Siehe meine Arbeit (l. c.) p. 214, 215.

Reflexvorgänge, nicht aber andauernde automatische Entladungen der Centra.

Diese experimentell festgestellte Thatsache, die in keiner Weise durch die Versuche von BURDON SANDERSON und BUCHANAN erschüttert wird, giebt uns wiederum eine Vorstellung von der wichtigen Rolle, welche die peripheren Reize durch Vermittelung der hinteren Wurzeln für die centrale Thätigkeit besitzen. Man ist sogar versucht, zu sagen, daß jede Thätigkeit der Centra vollkommen von der Peripherie, d. h. von den peripheren Reizungen abhängig ist und von diesen in ihrer Entwickelung und ihrem Ablauf abgestuft und beherrscht wird. Für diese Annahme sprechen bekanntlich auch andere und nicht wenig interessante physiologische und pathologische Thatsachen.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 2448

Referate.

Ostwald, W., Ueber Katalyse. Vortrag, gehalten auf der 73. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Hamburg. 1901.

Die Erscheinungen der Katalyse sind zum erstenmal im Zusammenhange von BERZELIUS im Jahre 1835 studiert worden, nachdem schon vorher MITSCHERLICH die Rolle erkannt hatte, die die Schwefelsäure bei Herstellung des Aethers spielt; er zeigte, daß es sich hier um eine der von ihm sog. „Zersetzungen und Verbindungen durch Kontakt“ handle. BERZELIUS faßte unter dem Begriff der Katalyse außer dieser Schwefelsäurewirkung noch die Umwandlung der Stärke in Dextrin und Zucker durch Kochen mit verdünnter Säure, sowie die gleiche Wirkung der Diastase zusammen, ferner die Zersetzung des Wasserstoffsuperoxyds durch Metalle, Oxyde und Fibrin und die Wirkung des Platin auf verbrennliche Gasgemenge. Als das Charakteristische aller dieser Prozesse erkannte BERZELIUS, daß die Stoffe, welche die Veränderungen bewirken oder die Katalysatoren, durch die Reaktion nicht verbraucht werden, und definiert demgemäß die Katalyse folgendermaßen: „Die katalytische Kraft scheint eigentlich darin zu bestehen, daß Körper durch ihre bloße Gegenwart und nicht durch ihre Verwandtschaft die bei dieser Temperatur schlummernden Verwandtschaften zu erwecken vermögen, so daß zufolge derselben in einem zusammengesetzten Körper die Elemente sich in solchen anderen Verhältnissen ordnen, durch welche eine größere elektrochemische Neutralisierung hervorgebracht wird.“

Um einen Ueberblick über die bisher bekannten Erscheinungen der Katalyse zu geben, teilt sie der Vortragende in folgende Gruppen:

1) Auslösung in übersättigten Gebilden. Allgemein bekannt ist die Erscheinung, daß man die übersättigte oder überkaltete Lösung eines festen Stoffes durch Hinzufügen einer außerordentlich kleinen, wenn auch nicht unmeßbaren Menge des Stoffes, in Bezug auf den die Lösung übersättigt ist, zum Erstarren bringen kann. Es handelt sich hier um eine Energieentwickelung, die durchaus nicht in Proportionalität zur zugeführten Energiemenge steht, und das ist es gerade,

was den Begriff des Auslösens charakterisiert. Wir finden hier eine interessante Analogie zu zahlreichen Erscheinungen des organischen Lebens. Ebenso wie beim Zustandekommen einer Muskelzuckung der Nerv nur den Impuls, nicht die zur Arbeit notwendige Energiemenge dem Muskel zuführt, so haben wir in unserem Falle den Impuls in dem kleinen Krystallstäubchen zu sehen, während die freiwerdende Energiemenge dort im Muskel, hier in der übersättigten Lösung als latente Energie gebunden ist. Daher sind durch Einwirkung von Katalysatoren keine Reaktionen möglich, die mit einer Verminderung der freien Energiemenge einhergehen. Die Erklärung für diese Art der Katalyse liegt darin, daß man es mit sehr unbeständigen Gebilden zu thun hat; von selbst gehen diese metastabilen Verbindungen zwar in die neue stabile Phase nicht über, wohl aber bei einer noch so geringen Zufuhr der fehlenden stabilen Phase, durch eine sog. Keimwirkung. Handelt es sich um eine feste neue Phase, so muß im allgemeinen zum Zustandekommen der Reaktion der Keim aus demselben Stoff bestehen oder wenigstens der neuen festen Phase isomorph sein, während bei Uebersättigungen in Bezug auf Gase der Keim nicht specifisch zu sein braucht. Ist eine Lösung in Bezug auf verschiedene Stoffe übersättigt, so wird durch den specifischen Keim immer nur der entsprechende Stoff ausgeschieden, so z. B. aus einer Lösung von Natriumacetat und Natriumthiosulfat durch ein Körnchen des letzteren nur das Thiosulfat, während das Acetat in Lösung bleibt.

Vom biologischen Standpunkte ist es beachtenswert, daß der Vortragende diesen Umstand zur Erklärung der elektiven Fähigkeit der Gewebszellen, die doch alle von derselben Ernährungsflüssigkeit umspült werden, heranzuziehen sucht. Wenn man das Blut oder die Gewebsflüssigkeit als eine in Bezug auf alle in Betracht kommenden Stoffe übersättigte Lösung ansieht, so wäre es verständlich, daß mit Hilfe von specifischen Keimen die Zelle gerade die Stoffe der Lösung entnimmt, die zu ihrem Wachstum notwendig sind. Wesentlich gestützt wird diese Hypothese durch den Umstand, daß auch Verbindungen, die in der Flüssigkeit nicht vorgebildet sind, Uebersättigung gegen berührende specifische feste Phasen zeigen können. Gewiß ist das bisher nur eine geistvolle Vermutung, vielleicht gelingt es aber auf diesem Wege, dem Vitialismus wieder einen Stützpunkt zu entziehen.

Die größte Gruppe der Kontaktwirkungen umfaßt 2) die Katalysen in homogenen Gemischen, die einer anderen Erklärung bedürfen. Katalytische Vorgänge kommen nur an labilen Gebilden vor, labile homogene Gebilde können nur im Zustande der Umwandlung existieren. Diese Umwandlung geht ohne äußere Energiezufuhr in kürzerer oder längerer Zeit vor sich. Daher bildet der Katalysator hier nicht das auslösende Moment, sondern wirkt nur, ohne in den Endprodukten der Reaktion zu erscheinen, auf den zeitlichen Ablauf derselben in verzögerndem oder beschleunigendem Sinne ein. Die Verbreitung dieser Art von katalytischen Erscheinungen ist allgemein. Selbst bei Beschränkung auf sehr bedeutende Aenderungen der Ablaufsgeschwindigkeit durch geringe Mengen des Katalysators ist die Anzahl der Reaktionen enorm, so daß man sagen kann: es giebt keine chemische Reaktion, die

nicht katalytisch zu beeinflussen wäre und keine Verbindungen oder Elemente, die nicht als Katalysatoren wirken könnten. Es giebt Katalysatoren, die nur auf ganz bestimmte Stoffe einwirken, und solche ganz allgemeiner Natur, wie das Wasserstoffion. Auch scheint es, daß aus demselben Stoffgemisch durch verschiedene Katalysatoren verschiedene Produkte hervorgebracht werden. Ebenso können verschiedene Reaktionen in demselben Gebilde durch verschiedene Katalysatoren in ungleichartiger Weise beeinflußt werden.

Eine abschließende Erklärung dieser so mannigfaltigen und verwickelten Erscheinungen zu geben, erscheint dem Vortragenden verfrüht. Die LIEBIG'sche Erklärung der „molekularen Schwingungen", der Uebertragung der Atombewegungen vom Katalysator, dessen Atome sich in aufgehobenem Gleichgewichtszustande befinden, auf die zu katalysierende Substanz, ist als unfruchtbar verlassen worden, da sie jeder weiteren Prüfung eine Schranke setzt, am meisten Wahrscheinlichkeit hat, wenigstens für gewisse Fälle, die Lehre von der Zwischenreaktion, die ihren Ausgang von der allbekannten Theorie des Bleikammerprozesses genommen hat. Daß zahlreiche Reaktionen unter gleichen äußeren Bedingungen auf dem Umwege über Zwischenprodukte schneller verlaufen als direkt, ist sehr wahrscheinlich.

Vielleicht ist auch die neuere Theorie von EULER, daß nämlich der katalytische Stoff die Fähigkeit hat, die Konzentration der reaktionsfähigen Ionen zu ändern, für gewisse Fälle zu verwerten. Diese Konzentrationsänderung bedingt eine Aenderung der Reaktionsgeschwindigkeit.

Besonders interessant ist die sog. Autokatalyse, eine Erscheinung, bei der durch die Reaktion selbst eine Beschleunigung des Ablaufs eintritt. Als Beispiel erwähnt OSTWALD die Lösung eines Metalls in Salpetersäure; dabei tritt unter Einwirkung der sich bildenden salpeterigen Säure eine zunehmende Beschleunigung der Reaktion ein.

Unter die Gruppe der 3) heterogenen Katalyse gehört die Wirkung des Platins auf ein verbrennliches Gasgemenge, wie sie am DÖBEREINER'schen Feuerzeug verwertet ist. Auch hier handelt es sich wahrscheinlich um Beschleunigung sehr langsam verlaufender Reaktionen. Die Thatsache, daß Reaktionen der Gase im Vergleich zu denen der Flüssigkeiten sehr langsam stattfinden, hat BODENSTEIN veranlaßt eine Theorie dieser Art von Katalyse aufzustellen; es wäre möglich, daß eine Verdichtung und Verflüssigung der mit dem Platin in Kontakt kommenden Gasteilichen stattfände, wodurch die Reaktion, indem immer neue Teilchen in Kontakt treten, außerordentlich beschleunigt würde.

Als letzte Gruppe der katalytischen Erscheinungen betrachtet der Vortragende 4) die Enzymwirkungen, die uns in ausgezeichneter Weise die Bedeutung physikalisch-chemischer Prozesse im lebenden Organismus vor Augen führen und offenbar in sehr engem Zusammenhange mit den von BREDIG neuerdings studierten katalytischen Wirkungen kolloidaler Metalle stehen. Ohne Enzyme ist kein organisches Leben möglich; denn von den drei Faktoren, welche die Reaktionsgeschwindigkeit und die Entwickelung von Energie beeinflussen, der Temperatur, der Konzentration und der Katalyse, fällt aus naheliegenden Gründen im lebenden Organismus die Hauptaufgabe der letzteren zu. Nur durch

Enzymwirkung ist die Geschwindigkeit des Ablaufs chemischer Prozesse zu erreichen, die zur Erhaltung des Lebens unbedingt erforderlich ist.

Die Lehre von den Enzymen steht noch in den Anfangsstadien ihrer Entwickelung. So wenig man bisher genau über die chemische Natur der Enzyme unterrichtet ist — der Vortragende glaubt, daß sich hier Uebergänge von den komplizierten Eiweißverbindungen zu einfachen finden werden — ebensowenig weiß man auch über den Geschwindigkeitsablauf der Reaktionen, der anderen Gesetzen unterworfen zu sein scheint, als bei den anorganischen Katalysatoren. Auch über die Natur der Enzyme als allgemeine oder specifische Katalysatoren ist nur wenig bekannt; allerdings scheinen nach den Untersuchungen E. Fischer's sehr geringe, selbst stereochemische Verschiedenheiten der zu katalysierenden Substanz ganz verschiedene Wirkungen des Enzyms veranlassen zu können.

Mit Recht macht der Vortragende am Schlusse darauf aufmerksam, daß hier ein außerordentlich reiches Gebiet der Forschung erschlossen ist. Thatsachen von der größten praktischen und theoretischen Bedeutung sind gefunden worden, deren sich bereits die chemische Technik bemächtigt hat, z. B. für die künstliche Herstellung des Indigo. Aber auch die biologische Forschung beginnt sich diese jungen Errungenschaften der physikalischen Chemie nutzbar zu machen und versucht sich auf diesem neuen Wege der Erkenntnis der Lebenserscheinungen zu nähern. P. Morawitz (Göttingen).

Bredig, G., Anorganische Fermente. Kontaktchemische Studie. Leipzig 1901.

Von dem Gedanken ausgehend, daß die lebende Materie größtenteils aus kolloiden Stoffen besteht, und die vitalen Eigenschaften offenbar eng mit diesem Zustande verknüpft sind, hat es der Verf. unternommen, die von ihm nach einer neuen Methode hergestellten kolloidalen Lösungen von Metallen auf ihre zahlreichen Analogien mit organischen Fermenten zu untersuchen.

Die Kolloide unterscheiden sich von den Krystalloiden, abgesehen von der viel geringeren Diffusionsgeschwindigkeit, durch den auffallend kleinen Betrag von Arbeit, welcher zur Trennung eines kolloidalen Gemisches in „Lösungsmittel" und „Gelöstes" erforderlich ist. Es beruht das darauf, daß wir keine Lösungen im eigentlichen Sinne des Wortes vor uns haben, sondern zweiphasige Gebilde, mechanische Gemenge mit ungeheuerer Oberflächenentwickelung der beiden Phasen, also sehr feine Suspensionen. Dementsprechend zeigen auch die kolloidalen Sole die Erscheinungen der Wanderung im elektrischen Potentialgefälle und der Koagulation bei geringen Zusätzen von Elektrolyten, während Nichtleiter unwirksam sind. Eine Erklärung findet dieser Umstand, wie Verf. meint, darin, daß es sich bei der Koagulation um eine kapillarelektrische Oberflächenverkleinerung handelt, bedingt durch Verminderung der Potentialdifferenz zwischen Suspension und Medium. Weiterhin zeigen Kolloide diese Erscheinung der irreversiblen Zustandsänderung, d. h. des spontanen, langsamen Ueberganges in stabilere Zustände; derselbe wird durch Erhöhung der Temperatur beschleunigt.

Eine auch in der Technik, z. B. bei der Klärung, vielfach verwertete Eigenschaft der Kolloide ist ihre Undurchlässigkeit gegen andere Kolloide. Das eine Kolloid A umfaßt gewissermaßen die Teilchen des Kolloids B, so daß bei Zusatz eines Fällungsmittels die Teilchen von B sich nicht zu kompakten koagulierten Massen vereinigen können. Einen direkten Beweis für die Inhomogenität kolloidaler Sole, die selbst bei stärkster Vergrößerung keine heterogenen Partikel erkennen lassen, giebt der sogen. Tyndall-Versuch an die Hand: Diffuses Licht wird nämlich durch kolloidale Sole polarisiert, der sicherste und zugleich empfindlichste Nachweis für die Inhomogenität des Sols.

Während bisher kolloidale Metalllösungen meist auf chemischem Wege gewonnen wurden, gelang es Verf., auf elektrolytischem Wege kolloidale Lösungen von Gold, Platin, Silber etc. zu erhalten; sogar Cadmiumsol, also eine kolloidale Lösung eines Wasser zersetzenden Metalls wurde gewonnen. Betreffs der näheren Einzelheiten der Methodik muß auf das Original verwiesen werden. Die so erhaltenen Sole zeigten sämtliche Eigenschaften der kolloidalen Suspensionen und unterscheiden sich nur unwesentlich von den auf chemischem Wege früher erhaltenen Solen. Die elektrische Methode bietet jedoch den Vorteil, daß man ein reines Sol ohne irgend welche Beimengungen vor sich hat und genau quantitativ arbeiten kann. Der Gehalt der Sole an Metall ist trotz ihrer intensiven Färbung gering: so enthielten z. B. 100 ccm konzentrierten Goldsols nur 14 mg Gold.

Im zweiten Teile der Arbeit beschäftigt sich der Verf. mit den fermentähnlichen katalytischen Wirkungen seiner Sole, speciell mit der Katalyse des Wasserstoffsuperoxydes durch kolloidales Platin. Es gelang B. für die Metallkatalyse des Wasserstoffsuperoxydes, für das „Urbild aller Gärungen“ nach Schönbein's Worten, die Methoden der chemischen Kinetik anzuwenden und die Gesetze und Wirkungen eines „anorganischen, einfachen Enzymmodels zu studieren: Die Wirkung kleiner Mengen des Katalysators ist eine fast unbegrenzte; so wirkt noch 1 g-Atom Platin in einer Verdünnung von 70 Mill. Liter deutlich katalytisch auf die mehr als millionenfache Menge von Wasserstoffsuperoxyd. Die kinetische Zersetzungsgleichung des Wasserstoffsuperoxydes ist bei der Platinkatalyse in nahezu neutraler oder schwach saurer Lösung von der ersten Ordnung, und der Zerfall des Wasserstoffsuperoxydes bei der Platinkatalyse ist eine Reaktion erster Ordnung. Es besteht auch hier eine gewisse Analogie, freilich keine volle Uebereinstimmung mit der Wirkung organischer Enzyme, weil die Katalyse des Wasserstoffsuperoxydes durch Platin zu schnell verläuft, als daß die zeitlichen Zustandsänderungen des Katalysators von Einfluß sein könnten, und die Reaktion daher praktisch stets vollkommen zu Ende geführt wird. Weitere Analogien finden sich darin, daß sowohl beim organischen Ferment als auch beim anorganischen Fermentmodell geringe Alkalimengen die Reaktion beschleunigen, größere sie verlangsamen, und daß der Zersetzungsablauf bei Zusatz von steigenden Alkalimengen ein ausgesprochenes Geschwindigkeitsmaximum besitzt. Mit der Menge des Platins nimmt die Katalyse nicht proportional, sondern schneller zu. Bei niederen Temperaturgraden gilt für die Temperaturfunktion der

katalysen Geschwindigkeit die Gleichung von Arrhenius, bei höheren Temperaturen ist jedoch ein „Temperaturoptimum“ vorhanden, ganz ähnlich dem Verhalten organischer Fermente. Auch wird die Aktivität des Platinsols durch längeres Vorwärmen auf höhere Temperaturen beträchtlich herabgesetzt. Kurz, es bietet sich uns eine Fülle von Analogien des anorganischen Ferments mit den organischen, die ihren schärfsten Ausdruck in den Erscheinungen der Lähmung der Platinkatalyse erhalten. Durch Zusätze minimaler Mengen gewisser Gifte kann man die Katalyse des Wasserstoffsuperoxydes verlangsamen oder vollständig sistieren. Dabei stellt sich die frappierende Thatsache heraus, daß am wirksamsten die Gifte sind, welche auch auf organische Enzyme lähmend einwirken und die katalytische Fähigkeit des Blutes schon in Spuren vernichten. Sogar Erholung des Platinsols von der Vergiftung konnte in einigen Fällen beobachtet werden.

Zum Schluß giebt der Verf. einen Ueberblick über die bisherigen Theorien der Katalyse und stellt sich auf den Ostwald'schen Standpunkt, der in dieser Zeitschrift bereits referiert worden ist.

Betreffs zahlreicher Einzelheiten, namentlich physikalisch-chemischer Erklärungen, muß auf das Original verwiesen werden.

P. Morawitz (Göttingen).

Bachmetjew P., Experimentelle entomologische Studien vom physikalisch-chemischen Standpunkt aus. I. Band: Temperaturverhältnisse bei Insekten. Leipzig (W. Engelmann) 1901.

Mit dem vorliegenden ersten Bande beginnt Bachmetjew eine monographische Herausgabe seiner früheren, an zahlreichen Orten zerstreuten Abhandlungen. Es handelt sich dabei aber keineswegs um einen Neudruck seiner früheren Arbeiten, sondern es wird das frühere Beobachtungsmaterial durch viele neue Untersuchungen ergänzt und erweitert. Bachmetjew beschränkt sich in seiner Monographie nicht nur auf die Bearbeitung seiner eigenen Versuche, sondern er ist auch bemüht, die vorhandene einschlägige Litteratur zu referieren, wobei besonders der russischen Litteratur eine eingehende Würdigung zu teil wird, was um so verdienstvoller ist, als gerade durch diese Bemühungen Bachmetjew's ein reiches und wertvolles Thatsachenmaterial der allgemeinen Verwertung zugänglich gemacht wird.

Welche weittragende Bedeutung den Bachmetjew'schen Untersuchungen für die allgemeine Physiologie und die biologischen Wissenschaften zukommt, geht am besten daraus hervor, daß August Weismann sein Vorwort zu dem Bachmetjew'schen Buche mit folgenden Worten schließt: Bachmetjew „legt damit den Grund zu einer neuen Richtung biologischer Untersuchungen und darf wohl erwarten, daß seine Darlegungen nicht nur das Interesse der Entomologen, sondern aller derer erregen werden, welchen die Erforschung der Lebenserscheinungen am Herzen liegt. Ich müßte mich sehr täuschen, oder es wird aus diesem Buche eine ganze Litteratur von weiteren Forschungen hervorgehen, denn jede geglückte Lösung eines bedeutenden Problems

muß neue Fragen hervorrufen und das Bestreben, noch tiefer eindringende Antworten zu finden."

Um genaue Messungen der Eigentemperatur der Insekten anstellen zu können, verwendete BACHMETJEW die in der Physiologie schon länger gebräuchliche thermoelektrische Temperaturmessung. Es wurde eine thermoelektrische Nadel aus Stahl und Manganin in den Thorax des zu untersuchenden Insektes unter Beobachtung gewisser Vorsichtsmaßregeln eingestochen. Die zweite Lötstelle befindet sich in einem Paraffinbad, dessen Temperatur gemessen wird. Die Ableitung erfolgt zu einem WIEDEMANN'schen Galvanometer, dessen Empfindlichkeit noch 0,001° zu messen gestattet.

Die früheren Untersuchungen über die Eigentemperatur der Insekten hatten vielfach widersprechende Resultate ergeben, welche wohl zumeist auf die Mangelhaftigkeit der Untersuchungsmethoden zurückgeführt werden müssen. Nach BACHMETJEW's Untersuchungen variiert die Temperatur der Insekten innerhalb sehr weiter Grenzen, ohne scheinbar schädliche Folgen für das Leben nach sich zu ziehen. Die Eigentemperatur der in Ruhe befindlichen Insekten ist gleich der Temperatur der umgebenden Luft oder nur ganz unbedeutend höher. Es sind demnach die Insekten den poikilothermen Organismen zuzuzählen. Diese Anpassung der Eigentemperatur an die der umgebenden Luft erfolgt aber nur innerhalb gewisser Grenzen, sie wird sehr wesentlich von äußeren Faktoren, z. B. Feuchtigkeit, Temperatur der Luft u. s. w. beeinflußt. Versuche an Deilephila euphorbiae bei gewöhnlicher Luftfeuchtigkeit ergaben, daß die Temperatur des Schmetterlinges mit der Zunahme der Lufttemperatur zuerst immer mehr und mehr hinter der letzteren zurückbleibt und kurz vor der partiellen Lähmung der Flügelmuskeln der Lufttemperatur sich wieder zu nähern beginnt. Beim Tode sind die Temperaturen der Luft und des Schmetterlinges einander gleich.

Ist die umgebende Luft sehr feucht, was durch Einbringen von Wassergefäßen in den Thermostaten erzielt wurde, dann besitzt der Schmetterling immer eine höhere Temperatur als die umgebende Luft, wobei mit der Steigerung der Lufttemperatur die Differenz zunahm. Daraus geht hervor, daß die Eigentemperatur des Schmetterlings von der Luftfeuchtigkeit genau so beeinflußt wird, wie die der Warmblüter, bei denen eine stärkere Luftfeuchtigkeit auch die Verdampfung der Hautsekrete herabsetzt oder verhindert, wodurch eine Temperatursteigerung des Körpers zustande kommt, wenn die Wärmeproduktion dieselbe bleibt. Sind die Verdampfung und Wärmeentwickelung des Schmetterlings ihrer Wirkung nach einander gleich, dann wird die Temperatur des Schmetterlinges und die der Luft gleich sein, was von NEWPORT und DUTROHET beobachtet wurde. BACHMETJEW fand ferner, daß die Temperatur der Insekten bei niedrigerer Luftfeuchtigkeit geringer ist als die der umgebenden Luft, was zweifellos mit der raschen Verdunstung der Körpersäfte zusammenhängt, wobei die durch die Tracheen cirkulierende Luft sich rasch mit Wasserdampf belädt und schnell entführt wird, während mindergesättigte immer wieder an ihre Stelle tritt.

Nicht minder wichtig für die Höhe der Eigentemperatur der Insekten ist die Körperbewegung. Die diesbezüglichen Untersuchungen aller Autoren zeigen hier eine vollkommene Uebereinstimmung mit dem Verhalten bei höheren Tieren, bei denen durch Muskelthätigkeit eine Erhöhung der Körpertemperatur stattfindet.

Bachmetjew's Beobachtungen an Saturnia pyri zeigten, daß die Temperatur während der Beobachtungszeit mehr oder weniger starke Schwankungen aufwies. Die Temperatur steigt mit der Flügelbewegung und fällt sofort mit dem Aufhören der Bewegung. Die genauere Untersuchung über den Einfluß der Körperbewegung lieferte bei Sphinx pinastri das Ergebnis, daß der Schmetterling seine Temperatur durch „Summen" erhöht, während durch „Flattern" keine Temperatursteigerung eintritt, wenn die Eigentemperatur des Schmetterlinges ohnedies bedeutend höher war, als die der umgebenden Luft. Bemerkenswert ist es, daß die Temperatur, bei welcher der Schmetterling zu summen aufhört, beim Wiederholen des Summens stets niedriger ist, als ob der Schmetterling bei jeder Anstrengung immer matter und matter würde. Die Frage, warum der Schmetterling seine Eigentemperatur durch Summen nur bis zu einem mittleren Grade (bei Bachmetjew's Versuchen 36°) zu erhöhen vermag, legt die Vermutung nahe, daß durch die starke Luftbewegung beim Flattern der Körper abgekühlt werde. Aber flügellose Insekten zeigen dasselbe Verhalten, weshalb man glauben könnte, die Ermüdung mache sich bei der erreichten mittleren Temperatur rasch geltend. Der Schmetterling hört jedoch nicht immer nach Erreichung der maximalen Temperatur mit seinen Bewegungen auf, sondern er bewegt nachher die Flügelwurzel noch weiter, oder er beginnt anstatt zu summen zu flattern. Bachmetjew glaubt, daß dieses Verhalten gegen Ermüdung spreche. Dennoch kann das Aufhören des Summens als Ermüdung aufgefaßt werden, weil ein im Ermüdungszustand befindlicher Muskel noch immer arbeitsfähig ist; er vermag allerdings nur eine geringere mechanische Arbeit zu leisten als ein unermüdeter Muskel. Die Bewegung der Flügelstümpfe oder das Flattern können ganz gut die im Ermüdungszustande noch mögliche Arbeitsleistung darstellen, zumal nach Bachmetjew das Flattern von dem Summen sich nur dadurch unterscheidet, daß die Intensität der Flügelschläge beim letzteren sichtlich vermindert wird. Außerdem könnten auch bei Insekten Muskeln von verschiedener Ermüdbarkeit vorhanden sein, wie solche als helle und dunkle Muskeln bei höheren Tieren wohlbekannt sind. Ein solches Verhalten würde auch die beobachteten Erscheinungen erklären können. Bachmetjew führt zur Unterstützung seiner Anschauung an, daß zu wiederholten Malen Schmetterlinge auf hoher See gefunden wurden, woraus hervorgehen soll, daß der Schmetterling nicht so leicht ermüden könne. Da sich diese Schmetterlinge mit dem Winde bewegten, so hatten sie nur eine kleine Arbeit durch längere Zeit zu leisten, was nach den Untersuchungen über die mechanische Arbeitsleistung des Muskels sehr leicht möglich ist, denn eine kleinere oder mittlere Arbeit ermüdet die Muskeln am wenigsten und kann deshalb durch lange Zeit hindurch geleistet werden.

Der Umstand, daß bei 36° eigener Temperatur der Schmetterling

plötzlich das Summen gegen Flattern vertauscht oder gar in Ruhe kommt, deutet nach Bachmetjew auf eine plötzliche Aenderung in der Muskelkraft, auf eine Aenderung gewisser Muskeln selbst hin. Diese könnte nur durch Hemmung oder partielle „Paralysation“ erklärt werden. Wenn ich Bachmetjew recht verstehe, dann nimmt er an, daß der Einfluß der Temperatur allein die Lähmung (Paralysation) herbeiführt; es handelt sich also um eine Verminderung der Muskelkraft unter dem Einfluß der Erwärmung, ohne daß Ermüdungssubstanzen dabei im Spiele sind. Denn Bachmetjew sagt wörtlich: „Obwohl aus dem Vorstehenden zu ersehen war, daß der Schmetterling nicht deshalb zu summen aufhört, weil er dabei müde wird, sondern weil er eine gewisse für seinen Organismus schädliche Temperatur erreicht, indem er dabei eine gewisse Muskellähmung erleidet.“ Aus den Untersuchungen über die Ermüdung der Muskeln weiß man aber, daß bei höheren Temperaturen die Ermüdung rascher eintritt als bei niedrigeren, und daß nach der Herabsetzung der Temperatur eine Erholung erfolgt. Gerade der Umstand, daß das wiederholte Summen bei immer niedrigeren Eigentemperaturen des Insektes aufhört, scheint auf die Einwirkung der Ermüdung hinzuweisen. Denn wenn es sich dabei bloß um die Einwirkung der Wärme handeln würde, dann wäre zum Aufhören des Summens doch immer dieselbe Temperatur notwendig. Das ist aber nicht der Fall. Infolgedessen müssen sich während des Summens Veränderungen im Muskel selbst eingestellt haben, welche wohl auf die Gegenwart der sog. Ermüdungssubstanzen zurückzuführen sein dürften. Dafür spricht auch die Angabe Bachmetjew's, daß der flügellose Schmetterling das Summen bei einer höheren Eigentemperatur einstellt als der geflügelte, da im ersteren Falle die schnellere Abkühlung durch das Fehlen der stärkeren Luftbewegung zustande kommt. Wäre die Temperatur allein maßgebend, dann müßte in beiden Fällen die Lähmung der Flügelmuskel bei gleicher Temperatur eintreten.

Um zu zeigen, daß das Aufhören des Summens bloß der Wirkung der Wärme zuzuschreiben sei, stellt Bachmetjew auch Versuche bei höherer Temperatur an. Würde das Aufhören des Summens nur durch die Ermüdung herbeigeführt, dann müßte der Schmetterling nach Bachmetjew's Meinung bei höherer Temperatur länger summen, da unter diesen Umständen die Erwärmung des Körpers bis zu einer gewissen Temperatur weniger Arbeit erfordert, als die Erwärmung des Körpers von einem niedrigeren Temperaturpunkte aus bis zu der Temperatur, wo das Summen aufhört. Ist dagegen die Wärme der allein maßgebende Faktor, dann muß auch bei erhöhter Anfangstemperatur das Summen bei derselben Eigentemperatur des Schmetterlings aufhören, wie bei niedriger Lufttemperatur. Thatsächlich ergab der Versuch das letztere Verhalten. Dieser Versuch ist aber nicht ganz eindeutig, weil er der rascheren Ermüdbarkeit der Muskeln bei höheren Temperaturen nicht Rechnung trägt. Bachmetjew will zwar diesen Faktor dadurch ausgeschaltet wissen, daß ein und derselbe Schmetterling (Deilephila elpenor) bei einer Eigentemperatur von 32° und einer Lufttemperatur von 28,5° das zweite Mal $2^1/_2$ Minuten summte, während er

zum fünften Male nur 1/2 Minute summte. Das zweite Summen war von einer Temperatursteigerung bis auf 36,4° (also 4,4°) das fünfte von einer solchen bis auf 33,9° (also nur 2°) begleitet. Die kurze Dauer des fünften Summens spricht eben so sehr für den Einfluß der Ermüdung, als das Verhalten der Eigentemperatur gegen die alleinige Wirkung der Wärme zu sprechen scheint.

Wenn durch Anführung eines anderen Versuches an Deilephila elpenor gezeigt wird, daß bei einer Lufttemperatur von ungefähr 32° die Eigentemperatur des Schmetterlinges durch Summen auf 40,3° gesteigert wird, bis das Summen erlischt, so kann diese Beobachtung doch nicht den Einfluß der Ermüdung ausschalten. Da die Erwärmung des Schmetterlinges mit der umgebenden Luft allmählich geschah, so können sich Anpassungen an höhere Temperaturen ausgebildet haben; welcher Art sie sind, wissen wir vorläufig nicht. Die Versuche an anderen Species lieferten ein gleiches Ergebnis, so daß es als Regel gilt, daß der Schmetterling bei einer desto höheren Eigentemperatur zu summen aufhört, je höher die Temperatur der umgebenden Luft ist. Diese Thatsache erfordert eine eingehende Prüfung von seiten der Physiologen, da sie geeignet erscheint, wichtige Aufschlüsse über das Wesen der chemischen Prozesse bei der Muskelaktion zu liefern. Wir wissen, daß verschiedene chemische Reaktionen ziemlich eng begrenzte Temperaturoptima, respektive Minima und Maxima haben. Immerhin weisen die Versuche bei erhöhten Temperaturen mit aller Schärfe darauf hin, daß die Ermüdbarkeit der Muskeln nicht einfach proportional der Temperatur zunimmt, sondern daß Anpassungen sehr bedeutenden Grades vorhanden sein können. Die Beobachtungen aus dem Gebiete der physikalischen Chemie sind vielleicht geeignet, uns ein Verständnis dieser auffälligen Thatsachen zu vermitteln. Wenn man bedenkt, daß konzentriertere Lösungen erhöhte Siedepunkte, respektive erniedrigte Gefrierpunkte besitzen und weiterhin im Auge behält, daß das Lösungsvermögen vieler Flüssigkeiten mit zunehmender Erwärmung gesteigert wird, so wäre auch an die Möglichkeit zu denken, daß mit der Erwärmung des Körpers allmählich Stoffe in der Muskelflüssigkeit gelöst werden, welche bei niedrigen Temperaturen nicht in Lösung, also auch nicht in reaktionsfähigem Zustande vorhanden sind. Diese neugelösten Körper könnten wohl auf die Entstehung der Ermüdungsprodukte von Einfluß sein, indem sie diese entweder nicht in so großer Menge entstehen lassen, oder die entstandenen rascher zu neutralisieren vermögen, indem sie dieselben in für die Muskel indifferente Körper überführen. Da sich verschiedene Körper bei verschiedenen Temperaturen lösen, so wird auch der Einfluß der Erwärmung auf den Verlauf der chemischen Prozesse im Muskel sehr verschieden sein, und es wäre sehr gut möglich, daß sich bei Erwärmungen bis zu bestimmten Graden eine Beschleunigung der Ermüdung, bei anderen keine solche ergiebt. Auch muß man bei derartigen Betrachtungen immer noch die Zeitdauer mit in Rechnung ziehen, da die Menge einer gelösten Substanz auch eine Funktion der Zeit (Lösungsgeschwindigkeit) ist.

Kehren wir wieder zu den Untersuchungen Bachmetjew's zurück.

Alle Versuche bei erhöhten Temperaturen wurden in sehr feuchter Luft ausgeführt. Vergleichende Versuche bei gewöhnlicher Luftfeuchtigkeit wiesen darauf hin, daß der Schmetterling um so früher die vollständige Paralysation der Flügelmuskeln erleidet, je trockener die heiße Luft ist. Auch diese Beobachtung Bachmetjew's verweist uns bezüglich ihrer Erklärung auf die physikalische Chemie, denn durch die starke Luftfeuchtigkeit wurde die Wasserverdunstung des Schmetterlings hintangehalten. Der Wasserreichtum der Gewebe ist aber ein überaus wichtiger Faktor für die Funktion der Gewebe, wie aus den zahlreichen diesbezüglichen Untersuchungen hervorgeht. Welche Wichtigkeit der Wassergehalt der Muskeln für ihre Funktionen besitzt, haben kürzlich die Arbeiten A. Durig's gezeigt.

Nach einem Kälteversuch scheint der Schmetterling bei niederen Körpertemperaturen auch bei niedrigeren Temperaturen die Paralysation der Flügelmuskel zu erleiden. Bei weiterer Bestätigung dieser Versuche würde man die Ergebnisse dahin verallgemeinern können, daß die partielle Paralysationstemperatur der Flügelmuskel in direktem Verhältnis zur Eigentemperatur des Schmetterlinges steht.

Die zahlreichen Angaben der verschiedensten Autoren über die vitalen Temperaturmaxima sind zum mindesten nicht auf die Eigentemperatur der Insekten ohne weiteres übertragbar. Von größter Wichtigkeit ist vor allem die Zeit, während welcher das Insekt eine solche Temperatur auszuhalten hat, wobei auch der Intensität des Stoffwechsels, des Wasserverlustes, sowie dem Wärmeleitungsvermögen und der Körpergröße Rechnung zu tragen ist. Von besonderer Wichtigkeit hierfür ist der Säftekoëfficient, welcher nach Bachmetjew das Verhältnis der verdampfbaren Flüssigkeitsmenge zum Körpergewicht ausdrückt. Dieser Koëfficient veranschaulicht auch einigermaßen das Verhältnis der gelösten Stoffe zur Menge des Lösungswassers, also die Konzentration der Insektensäfte. Die Insektensäfte sind aber als wässerige Eiweißlösungen anzusehen, deren Gerinnungstemperatur mit dem Verdünnungsgrade sich erniedrigt. Je wasserärmer die Insektensäfte also werden, bei desto höheren Temperaturgraden tritt die Gerinnung ein. Man würde unter bestimmten äußeren Versuchsbedingungen (worüber im Original nachzulesen ist) das vitale Temperaturmaximum durch die Gerinnungstemperatur der Insektensäfte ersetzen können, wodurch sich eine noch weitergehende Vereinfachung ergeben würde, indem man dann nur den Wassergehalt der Insekteneiweißkörper zu bestimmen brauchte, um durch Rechnung den Gerinnungspunkt und das vitale Temperaturmaximum zu finden. Würde man auch den zeitlichen Verlauf der Eiweißgerinnung im Insektenkörper näher studieren, so dürften nach Bachmetjew's Meinung verschiedene Kenntnisse gewonnen werden, welche vielleicht für die Erklärung der Anpassungsfähigkeit der Insekten an die umgebende Temperatur von Wichtigkeit sein dürften.

Nach Bachmetjew's eigenen Untersuchungen stirbt z. B. Saturnia pyri bei einer Körpertemperatur von 46°, nachdem sie zuvor bei 39° sehr unruhig geworden ist. Sehr interessant ist der Hinweis Bach-

METJEW's, daß für Pflanzenzellen, die Staubfäden von Tradescantia virginica, Brennhaare von Urtica urens, Blattzellen von Vallisneria spiralis) nach MAX SCHULTZE die absolut tödliche Temperatur zwischen 47° und 48° liegt. Nach J. SACHS stirbt Vallisneria spiralis bei 45°, wenn die Erwärmung 10 Minuten dauerte. BACHMETJEW's Zahl für Saturnia pyri würde ungefähr die Mitte zwischen den Angaben von SACHS und SCHULTZE halten. Bei 38—40° zeigt auch die Protoplasmabewegung der genannten Pflanzen nach SCHULTZE's Angaben eine Veränderung: sie verlangsamt sich, kehrt aber, wenn die Temperatur nicht über 48° stieg, bei der Abkühlung bald zur ursprünglichen Schnelligkeit zurück. Die Unruhe von Saturnia bei 38,9° machte einer Beruhigung Platz, als der Schmetterling auf 37,8° abgekühlt war. Deilephila euphorbiae starb bei gewöhnlicher Feuchtigkeit bei einer Temperatur von 51°; bei hoher Feuchtigkeit tritt aber selbst dann noch nicht der Tod ein.

Eingehendere eigene Untersuchungen hat BACHMETJEW dem vitalen Temperaturminimum der Insekten gewidmet, welche die interessantesten und für die Physiologie wichtigsten Resultate ergeben haben. Es wurden dabei die verschiedensten Insekten untersucht. Die verschiedenen Species sterben bei verschieden niedrigen Lufttemperaturen, ja das vitale Minimum variiert sogar bei einer und derselben Species, z. B. Apoira crataegi. Da in den ersten orientierenden Versuchen BACHMETJEW's die Eigentemperatur der Insekten nicht bestimmt wurde, so können sie auch keinen Aufschluß über das vitale Temperaturminimum geben. Erst als BACHMETJEW auch bei den Abkühlungsversuchen die genaue thermoelektrische Messung der Eigentemperatur der Insekten anwandte, gelangte er zur Erkenntnis der Unterkühlungsfähigkeit der Insektensäfte, eine der interessantesten Erscheinungen der Biologie. Es zeigte sich, daß die Temperatur eines Insektes sehr weit abgekühlt werden kann, ohne daß eine Erstarrung seiner Säfte eintritt. Bei weiterer Abkühlung gelangt man zu einem Punkte, wo die Körpertemperatur sich ganz plötzlich, unter den Erscheinungen des Temperatursprunges, erhöht, während das Insekt erstarrt. Die Insekten zeigen also ganz ähnliche Erscheinungen wie verschiedene Flüssigkeiten, welche im flüssigen Aggregatzustande unter ihren Erstarrungspunkt abgekühlt werden können. Auch die unterkühlten Flüssigkeiten erstarren unter den Erscheinungen eines Temperatursprunges. Derjenige Punkt, bis zu welchem die Insektensäfte unterkühlt werden können ohne zu erstarren, ist der kritische Punkt. Dagegen zeigt die Temperatur, bei welcher die Erstarrung der Säfte sich vollzieht, den normalen Erstarrungspunkt an. Die Erstarrung dauert auch nach dem Sprunge noch weiter, denn es gefriert im Momente des Sprunges nur ein Teil der Säfte. Wurde ein vollständig erstarrter Schmetterling wieder erwärmt, so lebte er von neuem auf. Somit tötet das alleinige Erstarren der Säfte den Schmetterling noch nicht. Er stirbt erst dann, wenn der erstarrte Schmetterling bis ungefähr auf seinen kritischen Punkt abgekühlt wird. Dieses Verhalten gilt aber nur bei einer mittleren Abkühlungsgeschwindigkeit. Auch bei Pflanzen zeigen sich Unterkältungs-

erscheinungen. Der kritische Punkt liegt für verschiedene Insektenspecies verschieden tief, er variiert auch je nach den äußeren Umständen bei ein und derselben Insektenart.

Von Wichtigkeit ist die Abkühlungsgeschwindigkeit, welche keine konstante ist. Stellt man die Abkühlung als Funktion der Zeit dar, dann erhält man eine Kurve, welche der Dehnungskurve des Muskels und der tierischen Organe ähnelt und die sich ebenso wie diese asymptotisch der horizontalen nähern würde, wenn zuvor kein Sprung stattfände. Als Abkühlungsgeschwindigkeit wird deshalb von BACHMETJEW die Anzahl der Temperaturgrade bezeichnet, um welche die Insektentemperatur, während einer Minute angefangen, von einer willkürlich angenommenen Temperatur fällt. Da aber nicht nur der kritische Punkt K_1, sondern auch der normale Erstarrungspunkt N für verschiedene Species verschieden tief liegt, so ist es richtiger, die Differenz $K_1 - N$, den Unterkältungsgrad der Säfte in seiner Abhängigkeit von der Abkühlungsgeschwindigkeit V_{-4} zu untersuchen. Die diesbezüglichen Untersuchungen BACHMETJEW's haben bei verschiedenen Species ein sehr verschiedenes und mehr oder weniger kompliziertes Verhalten ergeben, auf das hier nicht eingegangen werden kann. Bald nimmt der Unterkältungsgrad mit der Zunahme der Abkühlungsgeschwindigkeit ab, um ein Minimum zu erreichen und dann wieder zuzunehmen, z. B. Papilio podalirius oder er erreicht nach einer anfänglichen Zunahme ein Maximum, um dann mit der weiteren Zunahme von V_{-4} abzunehmen, wie bei Pieris rapae. Ferner kann der Fall eintreten, daß mit der Zunahme von V_{-4} der Unterkältungsgrad ein Minimum erreicht, Puppe von Vanessa io, oder er erreicht ein Maximum wie bei der Puppe von Vanessa polychloros u. s. w. Immerhin scheint aus der beobachteten Regellosigkeit hervorzugehen, daß die extremen Unterkältungsgrade der Säfte für verschiedene Insekten zwar verschieden sind, daß aber diese Extreme bei fast derselben Abkühlungsgeschwindigkeit der Säfte eintreten. Ferner können auch mehrere solche Extreme bei ein und derselben Insektenart und bei gleichem Entwickelungsstadium vorhanden sein; die Abhängigkeit des Unterkältungsgrades von der Abkühlungsgeschwindigkeit würde sich durch eine wellenförmige Linie ausdrücken lassen, welche mindestens drei Extreme zeigt. Bezüglich der einzelnen beobachteten Fälle verweise ich auf das Original.

Was den Einfluß des Geschlechtes und des Entwickelungsstadiums auf den kritischen Punkt anbelangt, so ist nach BACHMETJEW's Angaben der kritische Punkt in Bezug auf sein absolutes Minimum bei Puppen größer als bei Faltern, während das Maximum bei beiden wechselt. Ferner liegt der Unterkältungsgrad der Säfte bei normalen Männchen tiefer als bei ebensolchen Weibchen. Kurzes Hungern ändert an diesem Verhalten nichts, dagegen kehrt es sich bei längerem Hungern um. Bei noch längerem Hungern wird der Unterkältungsgrad für beide Geschlechter gleich. Auch der normale Erstarrungspunkt der Säfte ist beim Männchen tiefer als beim Weibchen. Hungern macht ihn für beide Geschlechter gleich, bei

längerem Hungern wird er aber beim Männchen tiefer und erst bei noch weiterem Hungern kehrt sich das Verhältnis um.

Diese Angaben Bachmetjew's zeigen, daß sowohl die Größen für den Unterkältungsgrad als auch für den normalen Erstarrungspunkt durch die Stoffwechselverhältnisse wesentlich mitbedingt sein müssen. Andererseits deuten sie aber auf Unterschiede im Stoffwechsel der Geschlechter hin, von welchen man bislang keine Vorstellung hat. Vielleicht werden sich durch systematische Abänderungen der Versuchsbedingungen Unterschiede im Stoffwechsel der Geschlechter auffinden lassen, da man nunmehr ein sehr empfindliches Reagenz für solche Veränderungen besitzt. Man darf wohl mit größter Wahrscheinlichkeit erwarten, daß die von Bachmetjew gefundenen Unterschiede im Verhalten des Unterkühlungsgrades und normalen Erstarrungspunktes bei den beiden Geschlechtern eine wichtige Rolle bei der Geschlechtsbestimmung überhaupt spielen. Gelingt es durch spätere Versuche genauere Kenntnisse über den Einfluß des Stoffwechsels und der anderen Momente auf die in Rede stehenden Punkte zu erlangen, dann haben wir wahrscheinlich einen bedeutungsvollen Einblick in das dunkle Gebiet der Ursachen für die Geschlechtsbestimmung gewonnen. So wie die Bachmetjew'schen Untersuchungen bereits heute für die Frage nach der Entstehung der Arten von außerordentlicher Bedeutung sind, so werden sie auch in allen Untersuchungen über die Ursachen der Geschlechtsbestimmung zu einem wichtigen Faktor werden.

In Bachmetjew's Untersuchungen war ein deutlicher Einfluß des Hungerns auch noch nach der Richtung hin zu konstatieren, daß der Unterkältungsgrad von Aporia crataegi bei hungernden Exemplaren größer war als bei frisch gefangenen. Cetonia aurata zeigte eine mit der Dauer des Hungerns zunehmende Erniedrigung der Erstarrungstemperatur und des kritischen Punktes. Da aber die Versuche an Cetonia nur bis zum 11. Hungertage reichen und Versuche an Oxythyrea cinctella am 16. Hungertage bereits eine Abnahme des Unterkältungsgrades zeigen, so kann man einstweilen nur sagen, daß die Insektensäfte einen tieferen kritischen Punkt haben, wenn das Insekt hungert, der aber bei längerem Hungern seiner absoluten Größe nach wieder abnimmt. Es darf jedoch nicht übersehen werden, daß die gefundenen Differenzen sehr schwanken und nicht immer die erwünschte Regelmäßigkeit zeigen, weshalb hier noch weitere und genauer übereinstimmende Untersuchungen unbedingt nötig sind, weil gerade die Beeinflussung von K_1 und N, sowie $K_1 - N$ durch den Stoffwechsel eine große Bedeutung in der Biologie zu erlangen verspricht.

Bei Wiederholung des Erstarrungsversuches nimmt an starken Schmetterlingen beim zweiten Einfrieren der Unterkältungsgrad der Säfte ab; beim dritten Einfrieren zeigen aber die Säfte keine Unterkältungserscheinungen. Schwache Schmetterlinge hingegen zeigen bereits beim zweiten Einfrieren keine Zeichen der Unterkältung mehr. Es weist dieses Verhalten darauf hin, daß auch die Körperkonstitution einen bedeutenden, allerdings in seinen Ursachen noch unbekannten

Einfluß ausübt. Regelmäßiger erweist sich der Einfluß des Säftekoefficienten, der das Gewichtsverhältnis der verdampfungsfähigen Flüssigkeit zum Körpergewicht ausdrückt. Je kleiner der Säftekoefficient ist, desto tiefer liegt zumeist auch der normale Erstarrungspunkt dieser Säfte, es steht somit der normale Erstarrungspunkt der Säfte zumeist im umgekehrten Verhältnis zum Säftekoefficienten. Das kann uns natürlich nicht wunder nehmen, denn diese Thatsache drückt nur eine Bestätigung des allgemeinen Verhaltens der Lösungen aus, welche eine der Molekularkonzentration entsprechende Gefrierpunktserniedrigung aufweisen. Da nun einerseits der kritische Punkt, beziehungsweise der Unterkühlungsgrad von der Abkühlungsgeschwindigkeit abhängt, andererseits der Erstarrungspunkt der Säfte von ihrer Konzentration und Zusammensetzung abhängt, so muß der Unterkühlungsgrad die Resultante aus dem Verhalten von K_1 und N darstellen.

Bei einigen Species ist jedoch der Erstarrungspunkt direkt proportional dem Säftequotienten, z. B. bei Faltern von Deilephila euphorbiae, Puppen von Papilio podalirius und Vanessa levana, so daß man für diese Fälle eine besondere Zusammensetzung der Säfte annehmen muß. Worin diese liegt, läßt sich zur Zeit kaum vermutungsweise angeben. Vielleicht handelt es sich um Unterschiede im Verhalten der Viscosität oder um Eigenartigkeiten des colloidalen Zustandes. Denn nach den Untersuchungen Ostwald's über die Kolloide und den Arbeiten Bredig's wird man gerade bei solchen Untersuchungen, wie es die vorliegenden sind, den eigenartigen Verhältnissen kolloidaler Lösungen Rechnung tragen müssen, da doch die Körperflüssigkeiten zum größten Teile als kolloidale Lösungen betrachtet werden müssen.

Vorläufig läßt sich nur sagen, daß der Säftekoefficient unzweifelhaft den kritischen Punkt, sowie den Erstarrungspunkt und damit auch den Unterkältungsgrad der Insektensäfte beeinflußt. Solange man aber die Beziehung der gleichfalls eine wichtige Rolle spielenden Abkühlungsgeschwindigkeit zu den genannten Größen nicht genau kennt, vermag man keine allgemeineren Gesetze abzuleiten. Bezüglich des Einflusses der Zeit auf den kritischen Punkt sei nur noch die Angabe gemacht, daß die Erstarrung um so später eintritt, je weiter die momentane Unterkältungstemperatur des Insektes von seinem kritischen Punkt entfernt ist. Fällt die Unterkältungstemperatur bei einer bestimmten Abkühlungsgeschwindigkeit mit dem kritischen Punkt zusammen, dann tritt sofortiges Erstarren ein. Weil die Differenz zwischen Unterkältungsgrad und kritischem Punkt Null ist, muß auch die bis zum Erstarren verstreichende Zeit Null sein.

Mögen die Bachmetjew'schen Untersuchungen auch nach verschiedenen Richtungen hin noch einer genaueren Nachprüfung bezüglich der bisherigen Resultate bedürfen, so beanspruchen sie doch schon heute die volle Aufmerksamkeit der Physiologen, da aus diesen Arbeiten eine völlig neue Erkenntnis vieler physiologischer Probleme sich entwickeln dürfte. In Anbetracht dieser Wichtigkeit wird es auch ge-

rechtfertigt erscheinen, wenn ich dem BACHMETZEW'schen Buche eine ausführlichere Besprechung zu teil werden ließ, als es sonst in einem Referate üblich ist und mir erlaubt habe, an verschiedenen Stellen die Beziehungen der vorliegenden Untersuchungen zur allgemeinen Physiologie näher zu beleuchten. Natürlich können solche Betrachtungen einstweilen nur rein hypothetischen Charakter haben; aber ich glaubte doch keinen Abstand von der Aeußerung dieser Hypothesen nehmen zu müssen, da sie als Arbeitshypothesen vielleicht einigermaßen brauchbar erscheinen könnten.

R. F. FUCHS (Erlangen).

Courtade, Denis, L'irritabilité dans la série animale. 7. Bändchen der biologischen Serie der „Scientia". Paris, G. Carré et C. Naud, 1900. 86 Seiten. Preis 2 Frcs.

Das Sammelwerk „Scientia", welchem die vorliegende Abhandlung angehört, bezweckt, auf dem großen Gebiete der mathematisch-physikalischen und biologischen Wissenschaften eine Orientierung zu ermöglichen mittels kurzer Monographien, welche die wichtigsten Fragen der einzelnen Disziplinen behandeln.

Im 7. Bändchen wird die Reizbarkeit der lebendigen Materie erörtert. Hierbei kommt der Verf. auch auf verschiedene andere allgemein-physiologische Probleme zu sprechen, ohne indes unter den mannigfachen Einzelheiten das Wesentliche genügend scharf und vollständig hervortreten zu lassen. Auch vermißt man unter den theoretischen Erörterungen über die Reizbarkeit und den Lebensvorgang jeglichen Hinweis auf die Leistungen der deutschen Forscher, welche in den letzten 30 Jahren in erster Linie unsere bezüglichen Anschauungen gefördert haben; selbst die Namen von PFLÜGER und E. HERING sucht man vergebens.

P. JENSEN (Breslau).

Mendelssohn, M., Les phénomènes électriques chez les êtres vivants. 99 SS. kl. Okt. (Sammlung „Scientia", Abt. Biologie, No. 13.) Paris (C. Naud) 1902. 2 frcs.

Das vorliegende Büchlein bildet eine um so verdienstvollere kurzgefaßte Darstellung der elektrophysiologischen Thatsachen und Theorieen, als dieses Gebiet in Frankreich bisher teils vernachlässigt, teils auch mangels Kenntnis der grundlegenden deutschen Arbeiten, schlecht bearbeitet worden ist. Der Verf., ein Schüler DU BOIS-REYMOND's und Entdecker des „Axialstromes" im Nerven, beschreibt die Hauptthatsachen aus den Gebieten der elektrischen Erscheinungen an Muskeln und Nerven, an Häuten und Drüsen am unverletzten Menschen und Tier, an den elektrischen Fischen, an Pflanzenteilen, in entsprechenden und wohlabgerundeten Abschnitten, ferner die bisherigen Theorieen der tierischen und pflanzlichen Elektricitätsentwickelung, sowie die Fortpflanzung der elektrischen Erscheinungen in den verschiedenen Gebilden und die allgemeine Bedeutung der vitalen Elektrizität in zwei Schlußkapiteln. Wenn der Verf. in dem letzteren der Ionenbewegung für die Elektrogenese und insbesondere die Leitungsvorgänge eine große und in Zukunft genauer aufzuklärende Bedeutung mit Recht zuschreibt,

so muß der Ref. auch hier daran erinnern, daß er selbst durch Verbindung der Konzentrationskettentheorie mit der Kernleiterhypothese bereits einen wichtigen ersten Schritt gethan hat. Eine gewisse Gegnerschaft gegen die HERMANN'schen Forschungen — Stromlosigkeit der unversehrten Muskeln und Nerven und Alterationstheorie — welche man dem Verf. als Schüler DU BOIS-REYMOND's zu gute halten muß, ändert natürlich nichts an dem Wert des Buches, insbesondere auch insofern, als darin die allgemein-physiologische Bedeutung der Elektricitätsentwickelung als elementare Lebensäußerung jeden Protoplasmas und Ausdruck der physiko-chemischen Vorgänge in ihm, in vortrefflicher Weise betont ist. BORUTTAU (Göttingen).

Haberlandt, G., Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perception mechanischer Reize. Leipzig (Engelmann) 1901. 164 pp. 4 Doppeltafeln.

Das vorliegende Werk ist in mehrfacher Hinsicht auch für den Nichtbotaniker von Interesse. Es beschäftigt sich mit der eingehenden Schilderung von Bau und Funktion derjenigen pflanzlichen Sinnesorgane, welche die Perception mechanischer Reize (Stoß-, Reibungs- und Berührungsreize) vermitteln. Der Verf. bezeichnet es speciell als seine Aufgabe, zu zeigen, daß bei den höher entwickelten Pflanzen solche Sinnesorgane allgemeiner verbreitet sind, als man bisher in der Annahme voraussetzte, daß bei den Pflanzen im Gegensatze zu den Tieren eine diffuse Ausbreitung der Empfindlichkeit Regel, die Lokalisierung der Empfindlichkeit auf bestimmte Stellen von besonderem anatomischen Bau dagegen Ausnahme sei.

Als Sinnes- oder Perceptionsorgane im weiteren Sinne des Wortes werden alle diejenigen morphologischen resp. anatomischen Einrichtungen bezeichnet, die im Dienste der Aufnahme eines äußeren Reizes stehen und dementsprechend eine mehr oder minder weitgehende Uebereinstimmung zwischen Bau und Funktion erkennen lassen. Die vorliegenden Untersuchungen beschäftigen sich ausschließlich mit den Sinnesorganen für mechanische Reize.

Ein mechanischer Reiz kann, wie insbesondere die klassischen Untersuchungen PFEFFER's gezeigt haben, nur dann percipiert werden und eine Bewegung auslösen, wenn er eine bestimmte plötzliche Deformierung des reizempfänglichen Protoplasmas zur Folge hat. Als Sitz der Reizbarkeit in der Zelle ist die der Zellmembran anliegende Plasmahaut anzusehen, einmal weil sich alle anderen Teile des Protoplasten durch die Plasmaströmungen fortwährend selbst deformieren, dann aber auch deshalb, weil sie sich in der exponirtesten Lage befindet und von jeder Deformation des Gesamtprotoplasten am meisten betroffen wird. Ueberdies verlegt man ja seit NOLL allgemein auch den Sitz der Reizempfänglichkeit für Licht und Schwerkraft in die Hautschicht des Protoplasmas. Das allgemeinste Bauprinzip der Perceptionsorgane für mechanische Reize wird also darin bestehen müssen, diese erforderliche plötzliche Deformierung der Plasmahaut zu begünstigen.

Nun wird die sensible Plasmahaut, wenigstens bei höheren Pflanzen, nie direkt vom mechanischen Reiz getroffen, sondern dieser wirkt natürlich zunächst auf die Zellmembran, durch die er sich dann bis zum Protoplasma fortpflanzt. Zur Erleichterung der Reizperception handelt es sich also in erster Linie darum, durch möglichste Membranverdünnung den zur Deformierung der Zellwand notwendigen Kraftaufwand auf ein Minimum zu reduzieren, damit ein möglichst großer Teil der Gesamtintensität des Stosses zur Deformierung des reizbaren Plasmas übrig bleibt. In der That entsprechen die vorkommenden Bautypen diesen Anforderungen. Immer ist in den Sinneszellen bei sonst unter Umständen starker Wandverdickung eine dünne Membranstelle vorhanden, deren Deformierung schon bei geringer mechanischer Reizung erheblich ist, zumal die dünne Wandpartie häufig noch über die Epidermis sich hervorwölbt. So ist es bei den beiden ersten der vier von HABERLANDT aufgestellten Bautypen, bei den Fühltüpfeln und den Fühlpapillen. Sie repräsentieren noch einen einfacheren Bautypus, da sie besonders mechanischer Hilfsapparate im allgemeinen entbehren.

Auf einer höheren Stufe der anatomisch-physiologischen Ausbildung stehen jene Perceptionsorgane, bei denen durch besondere mechanische Hilfsvorrichtungen (Stimulatoren) der Reiz auf ganz bestimmte Stellen der Sinneszellen gelenkt wird. Schon bei manchen Fühlpapillen (bei denen der Staubfäden von Berberis und Abutilon) kommen solche Hilfsapparate vor. Bei ihnen ist der größere centrale Teil der äußeren Sinneszellenmembran stark verdickt und gewölbt, die Randpartie aber als zartwandiges Hautgelenk ausgebildet. Auf sie wird bei einer Berührung durch die verdickten Membranteile die lebendige Kraft des Stoßes übertragen; die Deformierung der Plasmahaut wird also auf eine bestimmte schmale Zone lokalisiert und kann so an dieser besonders ausgiebig sein.

Häufiger erfolgt die Uebertragung der lebendigen Kraft des Stoßes auf die Perceptionsstelle durch ein als Hebel wirkendes steifes dickwandiges Haar oder eine Borste; so bei den beiden anderen Bautypen HABERLANDT's, den Fühlhaaren und Fühlborsten. Erstere können ein- oder mehrzellig sein, letztere sind immer mehrzellig. Immer ist es das obere Ende der Zelle oder des Organs, dem die Rolle des Stimulators zufällt; es hat demgemäß stark verdickte Membranen, während die Basis als eigentliches Sinnesorgan dünnwandig, in den meisten Fällen gelenkartig ausgebildet ist. Der auf den Stimulator ausgeübte Druck führt so zu einer Kompression der Basis und damit zu der erforderlichen Deformierung des Sinneszellenplasmas. Bei Biophytum sensitivum und Mimosa pudica ist der Hebel schräg inseriert und drückt bei seiner Berührung auf die als weiches Zellpolster an seiner Basis ausgebildeten Sinneszellen.

Eine fast ganz allgemeine Eigentümlichkeit der Sinneszellen ist ihr besonderer Plasmareichtum und die Größe ihrer Kerne. Außerdem finden sich häufig, besonders in den Fühltüpfeln mancher Ranken, in dem Protoplasma des Tüpfelraumes Kryställchen, wahrscheinlich von oxalsaurem Kalk, die bei einer Pressung des Plasmas durch ihre Ecken und Kanten vermutlich eine noch weitergehende Deformierung der reizbaren Hautschicht bewirken, also gewissermaßen innere Stimulatoren darstellen.

Auf die speciellen Untersuchungen HABERLANDT's kann der Ref., so interessante Einzelheiten sich darin finden, an dieser Stelle nicht näher eingehen. Ausführlich und durch zahlreiche Abbildungen erläutert werden darin die im Dienste der mechanischen Reizperception stehenden Sinnesorgane beschrieben, wie sie sich bei reizbaren Staubblättern (z. B. Opuntia, Berberis, Cynareen, Sparmannia), Narben und Griffeln (Mimulus, Catasetum, Stylidium), Laubblättern (Mimosa, Biophytum), Insektivoren (Drosera, Aldrovandia, Dionaea) und Ranken (Cucurbitaceen, Hippocratea) finden. Zum Schluß wird noch eine kurze Vergleichung der Sinnesorgane für mechanische Reize bei Pflanzen und Tieren durchgeführt, aus der hervorgeht, daß die Identität der Bauprinzipien eine oft weitgehende Aehnlichkeit beider zur Folge hat. „Dabei stehen die vollkommener gebauten Sinnesorgane der Pflanzen denjenigen, die man im Tierreich findet, kaum nach; es darf sogar die Frage aufgeworfen, werden, ob es im Tierreich ein so vollkommen gebautes Tastorgan giebt, wie es die Fühlborste von Dionaea muscipula ist."

WINKLER (Tübingen).

Häcker, V., Ueber die Autonomie der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz vom Ei bis zu den Fortpflanzungszellen. (Anat. Anz., Bd. 20, 1902, p. 440—452, 11 Textfig.).

Eine Fortdauer der Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz während der ersten Stadien der Embryonalentwickelung ist in den letzten Jahren bei verschiedenen Objekten beschrieben worden, bei Ascaris z. B. wurde sie bis zum 12-Zellstadium verfolgt.

HÄCKER konnte nun bei zwei Diaptomus-Species die Trennung der verschieden-geschlechtlichen Kernhälften in der ganzen Entwickelung der Fortpflanzungszellen nachweisen. Die einzige Phase im ganzen Keimbahncyklus der Copepoden, in der die Zweiteilung verwischt ist, ist die Zeit zwischen der ersten und zweiten Richtungsteilung, in der eine Durchmengung der väterlichen und mütterlichen Chromosomen stattfindet.

Die Zweiteilung der Chromosomen ist während der Zellteilung an den von Cyclops bekannten Bildern zu erkennen, am ruhenden Kern faßt HÄCKER das regelmäßige Auftreten zweier gleich großer Nukleolen als durch die Autonomie der väterlichen und mütterlichen Keimhälften bedingt auf.

In seinen Befunden erblickt der Verf. eine Bestätigung der BOVERIschen Hypothese von der Individualität der Chromosomen.

A. PÜTTER (Breslau).

Rhumbler, Ludwig, Die Doppelschalen von Orbitolites und anderen Foraminiferen vom entwickelungs-mechanischen Standpunkt aus betrachtet. (Arch. f. Protistenkunde, Bd. 1, 1902, p. 193—296, 2 Taf. u. 17 Textfig.)

Leeres totes Schalenmaterial ist es, das RHUMBLER hier untersucht hat, aber meisterlich hat er es verstanden, ihm Leben einzuflößen und

seine geistreiche Interpretation läßt uns verstehen, was die Steine reden; über ein wichtiges Problem der Entwickelungsphysiologie reden!

Der erste Teil der Arbeit ermittelt empirisch die Regeln, nach denen die Orbitolitesschalen verschmelzen. Liegen die verschmelzenden Schalen, die „Verschmelzlinge", in einer Ebene, so entstehen Gebilde, die Rhumbler als „komplanale Doppelschalen" bezeichnet, liegen sie in verschiedenen Ebenen, so entstehen „biplanale Doppelschalen".

Die Schalenteile, die vor der Verschmelzung gebildet werden, nennt der Verf. „präjugal", die nach der Verschmelzung gebildeten „postjugal". Je nach dem Verhalten der postjugalen Schalenteile muß man zwei Gruppen von komplanalen Doppelschalen unterscheiden. Es können nämlich entweder die postjugalen Kammern ungestört, wie die präjugalen, in konzentrischen Ringen weiter aufgebaut werden, so daß die Doppelschale sich von einer Einzelschale nur durch den Besitz zweier Embryonalkammern auszeichnet, oder die beiden Verschmelzlinge suchen auch nach der Verschmelzung ihre Kammerringe voll zur Ausbildung zu bringen. Da die Schalen auf ihrer Unterlage festsitzen und also nicht ausweichen können, so wird durch den Druck der einander entgegenwachsenden Schalen „auf der Verschmelzungsnaht" eine aus Kammerderivaten der beiden Verschmelzlinge zusammengesetzte Wand, wie Rhumbler sie nennt, eine „Stauwand" emporgepreßt.

Die nach dem ersten Modus aufgebauten Schalen nennt der Verf. „univalente" Schalen, die nach dem zweiten Modus aufgebauten „bivalente".

Univalente Doppelschalen entstehen: 1) wenn ganz junge Verschmelzlinge zusammentreten und 2) wenn nur einer der Verschmelzlinge ganz jung, der andere aber sehr alt ist.

Die bivalenten Doppelschalen sind besonders auffällig durch die oben erwähnte „Stauwand", die aber scharf von anderen, ihr ähnlich sehenden Wänden und Schalenauswüchsen zu unterscheiden ist, wie sie auch bei einfachen Schalen vorkommt, die als „laciniat" bezeichnet werden. Die Unterscheidung ist mit absoluter Sicherheit möglich.

Bivalente Doppelschalen entstehen ausnahmslos von älteren Verschmelzlingen, außerdem aber auch unter besonderen Bedingungen von Erstlingsschalen, nämlich dann, wenn sich die durch die Mitte der Embryonalkammer und der „Erstlingskammern" (die ersten nicht zu vollkommenen Kreisen zusammenlaufenden Kammerreihen) gelegten Linien, nach Rhumbler die „Erstlingsachsen" schneiden.

Die „biplanalen" Doppelschalen zeigen noch eine ganze Reihe typisch zu unterscheidender Formen, auf die hier nicht näher eingegangen werden kann.

Die Mehrfachverschmelzungen, von denen solche bis zu fünf Verschmelzlingen beobachtet wurden, folgen durchaus den Gesetzen der Doppelverschmelzungen.

Die Verschmelzungsfähigkeit ist bei Orbitolites nicht auf die Individuen von irgend einer bestimmten Kategorie beschränkt, es giebt für diese Schalenverschmelzungen keine Altersgrenze, wie Jensen sie für die Plasmaleiber wahrscheinlich gemacht hat. Rhumbler meint diesen anscheinenden Widerspruch zwischen den spontanen Verschmelzungen

nicht festsitzender Orbitoliten, wie sie JENSEN studiert hat, und den Verschmelzungen der festsitzenden, die er als „Zwangsverschmelzungen" bezeichnet, durch die Annahme einer allmählichen Reizgewöhnung lösen zu können. Die individuellen chemischen Verschiedenheiten, die JENSEN bei solchen Orbitolites-Individuen annimmt, die nicht verschmelzen können, würden also im Laufe der Zeit ausgeglichen werden, so daß eine Verschmelzung ermöglicht wird.

Die Verschmelzungsmöglichkeit geht soweit, daß selbst Schalen verschiedener Generationen, megalosphärische und mikrosphärische, miteinander verschmelzen können. Die Mehrfachschalen sind kaum größer als die einfachen, das Verschmelzungsprodukt hält sich im allgemeinen innerhalb der Größenschwankungen einzelner Schalen. Auch bei zahlreichen anderen Foraminiferen kommen Doppel- und Mehrfachschalen vor, die anscheinend denselben Regeln folgen, wie sie für Orbitolites gelten.

Der zweite Teil der Arbeit giebt eine mechanische Analyse der Vorgänge bei der Schalenverschmelzung.

Es gilt zunächst die empirisch gefundene Erscheinung zu erklären, daß eine Prävalenz des größeren Verschmelzlings über den kleineren existiert, wie sie sich besonders zeigt, wenn ganz junge Tiere mit sehr alten verschmelzen, wo dann die jungen völlig von den Kammerringen der älteren Schale überflutet werden. Weiter zeigt sich die Prävalenz auch in der Richtung der Stauwände, die stets nach dem kleineren Verschmelzling hinneigen. Die Frage, warum die größeren Verschmelzlinge stärker auf die in Bildung begriffene Stauwand drücken als die jüngeren, beantwortet der Verf. in folgender Weise: Der aus der größeren Schale während der Kammerbildung austretende „plastische" Sarkodeteil drückt stärker als derjenige, welcher aus der kleineren Schale hervorquillt, weil er in den Engpaß hinein, welcher zwischen den beiden in Konflikt geratenen Schalen liegt, in derselben Zeit mehr Sarkodemasse zugepreßt erhält, als der sich entgegenstemmende Sarkodeteil der kleineren Schale, und weil sich dabei die gegeneinander gestauten Sarkodeteile wie plastische Substanzen verhalten. Wie sich die Eigenschaften einer plastischen Substanz mit dem flüssigen Aggregatzustande der lebendigen Substanz vereinigen lassen, werden die Leser dieser Zeitschrift durch RHUMBLER's Originalarbeit erfahren haben. Daß sich plastische Massen wirklich so verhalten, wie der Verf. behauptet, das hat er durch künstliche Analogieversuche mit Plastolin nachgewiesen, und eine Anzahl Photographieen solcher Plastolinkörper zeigt die große Aehnlichkeit derselben mit den natürlichen Schalen.

Ehe der Verf. dazu übergeht, die bei der Kämmerchenbildung maßgebenden mechanischen Faktoren zu analysieren, behandelt er noch die Frage nach der Beteiligung des Kerns bei der Abscheidung der Schalensubstanz. RHUMBLER behauptet, daß der Kern nicht direkt als kinetisches Centrum bei der Schalenabscheidung auftritt, sondern nur Stoffkategorieen hierzu liefert, und begründet seine Ansicht dadurch, daß sich diejenigen Faktoren, welche bei der Schalenabscheidung in Frage kommen, mit voller Sicherheit erkennen lassen, und daß unter ihnen die Lagerung des Kernes nicht vorkommt. Die besagten Faktoren sind:

1) Das Gleichbleiben homologer Randwinkel, d. h. derjenigen Winkel, welche die vorfließenden Sarkodeteile mit den berührten Wandteilen der fertiggestellten Schale während des Kammerneubaues bilden.

2) Die Gestalt der Flußfläche, d. h. derjenigen älteren Schalenfläche, welche von der hervorquellenden Sarkode berührt wird.

3) Die Lage der als Ausflußöffnung dienenden Schalenmündung.

4) Das Gesetz der geringsten Oberflächenvergrößerung.

5) Die Menge der ausgeflossenen Sarkode.

Mit Hilfe dieser Faktoren läßt sich die Gestalt neuer Kammern im voraus angeben, sie leisten also alles, was zur Kammerbildung notwendig ist. Unter den genannten Faktoren ist ebensowenig wie die Lagerung des Kernes die Gestalt des früheren Schalenganzen aufgezählt, von der früheren Schale ist lediglich die beim Ausströmen der Sarkode berührte Schalenfläche, die sog. Flußfläche, sonst nichts von dem älteren Schalengefüge erwähnt. Ein wichtiger Prüfstein für diese Anschauung ist die Analyse der Regenerationserscheinungen der Schalen, sowie der Spaltungsmonstra, die Rhumbler durchführt, und an denen er seine Auffassungen bestätigt findet.

Trotzdem die Kämmerchen der Kammerringe einzeln angelegt werden, bilden sie doch durch dichtes Aneinanderschließen gemeinsam ein Ganzes höherer Ordnung, nämlich einen Kammerring. Da nun die Schalensubstanz während der Kammerbildung flüssig oder zähflüssig ist, so muß sie die durch ihre Vermittelung zusammengebundenen Einzelkämmerchen in ihrer Gesamtheit wie mit einer elastisch gespannten Deckschicht umkleiden. Diese Oberflächenspannung des Kammerringes hat noch einige Eigentümlichkeiten in der Ausbildung der Stauwand zur Folge, z. B. die konkave Einkrümmung der Stauwand nach der Seite des kleineren Verschmelzlings. Weiter führt der Verf. aus, wie sich die Bildung univalenter Doppelschalen bei jungen Verschmelzlingen aus der Eigentümlichkeit der ersten Kammerringe ergiebt, da diese nicht, wie die späteren, mit einem Male im ganzen Umfang der Schale abgeschieden werden, sondern von zwei Seiten gegen die Stelle des Verschlusses hinwachsen, etwa wie ein geöffneter Armring sich beim Zumachen über den Arm von zwei Seiten her zusammenschließt. Auch die Bedingungen für die Entstehung der übrigen Schalentypen werden analysiert.

In den entwickelungs-mechanischen Schlußbetrachtungen betont der Verf. die große Unabhängigkeit der späteren Ausbildung der Schale von den ursprünglichen Ausgangszuständen derselben. Für alles, was später Neues an der Schale aufgebaut wird, ist nur das direkt Vorhergehende, das direkt von dem Neuhinzukommenden Berührte maßgebend, nicht aber das, was ursprünglich im „Plane“ der Einzelschalen vor der Verschmelzung lag — nicht also die prospektive Bedeutung der Einzelschale, um in Driesch's Nomenklatur zu reden. Die Verschmelzlinge setzen während ihres Wachstums neue Kammern an, die nicht nach Maßgabe eines inhärenten Planes, sondern einzig und allein nach Maß-

gabe der mechanischen, dem zähflüssig-wabigen Zustand der Sarkode entsprechenden Faktoren ihre Anordnung erhalten.

In dem Hinweis auf die Bedeutung des der Verschmelzung oder einem anderen Vorgang oder künstlichen Eingriff sich zunächst, direkt anschließenden Geschehens sieht Rhumbler, neben dem Abweis einer teleologischen Entwickelungstendenz im Orbitoliteskörper die Hauptfrucht seiner vorliegenden Untersuchungen und mechanischen Analysen.

A. Pütter (Breslau).

Brandt, K., Ueber den Stoffwechsel im Meere. Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen, herausgegeben von der Kommission zur Untersuchung der deutschen Meere in Kiel und der biologischen Anstalt auf Helgoland. Abteilung Kiel. N. F., Bd. 4, 1899, Bd. 6, 1902.

Die erste dieser beiden Abhandlungen bespricht zunächst den Kreislauf des Stickstoffes in der organischen Welt: Zerfall der tierischen Exkremente und Tier- und Pflanzenleichen durch die Fäulnisbakterien unter Bildung von Ammoniak; Bildung von Nitraten und Nitriten aus diesem durch die nitrifizierenden Bakterien; Reduktion dieser Verbindungen durch die denitrifizierenden Bakterien zu freiem Stickstoff, welche einen dauernden Verlust an gebundenem, für die organische Welt nutzbarem Stickstoff bedeuten würde, wenn nicht die Wirkung des Blitzes bei Gewittern und die Fähigkeit gewisser Bakterien, welche mit den Leguminosen in Symbiose leben, den freien Stickstoff der Atmosphäre zu binden und zur Bildung von Eiweißkörpern zu verwerten, den Ausfall wieder kompensierte.

Aehnliche Kompensationsvorrichtungen herrschen auch im Meere, welchem durch die Flüsse beständig organische Stickstoffverbindungen zugeführt werden, so daß dasselbe schließlich vergiftet werden und das Festland an Stickstoff verarmen müßte: es sind eben die denitrifizierenden Bakterien, welche hier den Stickstoff wieder frei machen und an die Atmosphäre abgeben.

Auch im Meere muß sich die gegenseitige Abhängigkeit von Tier- und Pflanzenwelt konstatieren lassen. Bei Teichen, welche abgelassen werden, kann man die Produktion an tierischem Fleisch direkt bestimmen und die Abhängigkeit von der „Düngung“ zeigen.

Im Meere läßt sich, so gut wie man den Fischereiertrag bestimmter Flächen, wenn auch nur sehr annähernd, berechnen kann, die Menge an Pflanzennahrung bestimmen: die größeren Pflanzen findet man meist nur an Küstenstreifen, wogegen die Haupt-Urnahrung im offenen Meere in den zahlreichen mikroskopischen Pflänzchen besteht, welche das sog. Plankton bilden: Hensen hat es unternommen, zu dessen Bestimmung mit Netzen aus feinstem filtrierenden Zeug Vertikalzüge durch die ganze produzierende Wasserschicht zu machen und den Fang statistisch zu verarbeiten, wobei näher untersucht wurden: Küstengebiete: im Norden Kavajakfjord in Grönland; die Kieler Bucht; die Straße von Messina und der Golf von Neapel; in den Tropen die Bucht von Kalum in Neupommern; — freies Wasser: östliche Ostsee und nördliche Nordsee; Lofotengebiet (Expedition des Fürsten von Monaco); großer Teil des atlantischen Oceans (große Plankton-Expedition). Die

Hauptergebnisse bestehen darin, daß im allgemeinen die seichten Meere reicher an Plankton sind, als die tiefen Abschnitte, und daß die tropischen und subtropischen Meere auffällig arm, die arktischen dagegen reich an Plankton sind. Nach APSTEIN und dem Verf. sind von den holsteinischen Seen die planktonreichen auch nitratreich und die planktonarmen auch nitratarm. Dies weist darauf hin, daß in den warmen Meeresteilen die größte Denitrifikation stattfindet durch die denitrifizierenden Bakterien, welche nachgewiesenermaßen ihre Thätigkeit erst von + 5° ab entfalten, also in den arktischen Meeren wenig zur Wirkung gelangen.

Die zweite, weit umfangreichere Abhandlung enthält zunächst eine ausführliche Darlegung der Ergebnisse der Planktonforschung, welche den erwähnten Gegensatz zwischen warmen und kalten Meeren zeigen, mit vielen Tabellen und Kurven; ein weiterer Abschnitt prüft die Ursachen des in Rede stehenden Faktums durch zahlreiche Untersuchungen an denitrifizierenden und nitrifizierenden Bakterien, unter Berücksichtigung der bereits vorhandenen Bestimmungsversuche von Ammoniak und Salpetersäure im Meere (MURRAY und IRVINE, NATTERER u. a.); es werden alle gegen die Denitrifikationstheorie möglichen Einwände geprüft, auch die Rolle anderer Nährsalze (Phosphate, Silikate u. s. w.) berücksichtigt, und schließlich ergiebt sich für die denitrifizierenden Bakterien doch mindestens der Hauptanteil an der Regulierung des Stickstoffwechsels im Meere. Ein dritter und Schlußabschnitt handelt von den Zielen und Wegen von Untersuchungen über den Stoffwechsel im Meere und zwar 1) der Planktonuntersuchung, 2) der Untersuchung der Grundproben und der Bodenbesiedlung, unter Skizzierung aller einzelnen in Betracht kommenden Arbeitsmethoden, welche eine weitere Vertiefung unserer Kenntnisse auf dem in Rede stehenden Gebiete verheißen. BORUTTAU (Göttingen).

Koken, Ernst, Paläontologie und Descendenzlehre. Vortrag gehalten in der allgemeinen Sitzung der naturwissenschaftlichen Hauptgruppe der Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Hamburg am 26 .September 1901. Jena 1902. 33 Seiten, 6 Textfiguren.

KOKEN weist zunächst darauf hin, daß die Pointierungen der allermeisten neueren paläontologischen Monographien nicht in eigentlich DARWIN'schem Sinne, im Sinne der Selektionslehre, ausfielen, daß vielmehr die Veränderungen der Arten auf physikalische Beeinflussungen, auf mechanische Wirkung und Gegenwirkung, auf Anpassung zurückgeführt werden. So entstand eine Art Neolamarckianismus, ohne daß jedoch LAMARCK's Anschauungen jemals zu Dogmen geworden wären.

Von den Vorstellungen der modernen Paläontologie über das „Wie?" der Artbildung giebt K. darauf eine Reihe von Beispielen.

Auf die interessanten Fälle, die uns zeigen, wie ganz bestimmt gerichtete Entwickelungen innerhalb bestimmter „Phyla" vor sich gehen, wie Artbildung nicht immer in einer „nützlichen" Richtung zu erfolgen

braucht, wie vielmehr auch „unzweckmäßige“ Neuerwerbungen zur Artbildung führen können, sei nur hingewiesen. Von ganz besonderem Interesse aber ist heute der Abschnitt über den vom Verf. als „iterative Artbildung“ bezeichneten Vorgang. Eine persistente Art treibt von Zeit zu Zeit Varietäten, die gleichsam schwarmartig auftreten, während dazwischen mehr oder weniger lange Ruhepausen liegen. KOKEN hat dies zuerst bei älteren Gastropoden beobachtet, aber auch bei Craniaden, Pectiniden u. s. w. sind Fälle iterativer Artbildung beschrieben. Da die Varietätenbildung nicht unbeschränkt ist, so treten nicht nur in verschiedenen geologischen Zeiten, sondern auch zu gleicher Zeit in verschiedenen Provinzen Gruppen ähnlicher Arten auf. Nach der Selektionslehre ist eine solche Erscheinung schwer zu erklären, nach ihr müßten ja die neu erworbenen Charaktere, um erhalten werden zu können, der Stammart überlegen sein, diese aber im Kampfe ums Dasein unterliegen, aussterben. Die Paläontologie aber zeigt, wie die Stammart nicht nur neben den Zweigarten weiter besteht, sondern auch fortbesteht, wenn diese wieder erloschen sind und zwar in eng umgrenzten Bezirken, wo die Prinzipien der Isolierung und Wanderung nicht in Frage kommen.

Was aber diese Ergebnisse der Paläontologie biologisch so ungemein interessant macht, das ist — nach des Ref. Meinung — ihre auffallende Uebereinstimmung mit den Anschauungen, die DE VRIES auf Grund seiner experimentellen Erfahrungen über Artbildung durch sog. „Mutation“ gewonnen hat. DE VRIES nimmt für die Pflanzen „Mutationsperioden“ an, d. h. Perioden schwarmartiger Artenbildung, die durch Ruheperioden voneinander getrennt sind. KOKEN zeigt uns Beispiele solcher abwechselnden Ruhe- und Mutationsperioden im Tierreiche. Auch die Auffassung, daß die Zahl der Varietäten eine beschränkte sei, ist beiden Forschern gemeinsam; und der Beobachtung KOKEN's, daß in verschiedenen geologischen Perioden wie auch an verschiedenen Orten gleichzeitig Gruppen ähnlicher Art unabhängig voneinander entstehen, steht die biologische Beobachtung DE VRIES's gegenüber, der dieselbe „neue“ Art mehrmals durch „Mutation“ aus der Stammart erhielt. A. PÜTTER (Breslau).

Schuppe, Wilhelm, Der Zusammenhang von Leib und Seele, das Grundproblem der Psychologie. Heft 13 der Grenzfragen des Nerven- und Seelenlebens. Wiesbaden, J. F. Bergmann, 1902. 67 Seiten.

Das erste von den beiden Kapiteln der vorliegenden Abhandlung behandelt den Stand der Frage und die Kausalität. Hier wird zunächst das Problem des Kausalzusammenhangs zwischen Leib und Seele besprochen und danach die Möglichkeit der Einwirkung des Gehirns auf das Bewußtsein. Der Verf. findet, daß in all diesen Fragen häufig die verschiedenen Auffassungen vom Wesen von „Ursache und Wirkung“ verwirrend zur Geltung kommen und wendet sich daher einer Erörterung dieses Gegenstandes zu. Er setzt sich hierbei besonders mit J. PETZOLDT auseinander; mit diesem ist er einig in der Verwerfung

der vulgären Vorstellungen über Kausalität und Notwendigkeit[1]); doch pflichtet er dem Genannten nicht bei, wenn dieser sich damit begnügt, die Regelmäßigkeit der Succession bestimmter Thatsachen festzustellen und den Begriff der Kausalität der Ueberzeugung von der Fortdauer dieser Regelmäßigkeit gleichzusetzen. Vielmehr sieht SCH. in dem Kausalzusammenhang die Notwendigkeit der Succession, und die Notwendigkeit identifiziert er in einer nicht leicht verständlichen Weise mit dem Sein.

Auf Grund dieser Anschauungen genügt es dem Verf. nicht, wenn PETZOLDT in seiner Analyse der psychophysischen Prozesse nicht weiter geht, als daß er die „eindeutige Bestimmtheit" jedes geistigen Aktes durch einen physiologischen Gehirnvorgang feststellt. Was SCH. statt dessen anstrebt, wird im zweiten Kapitel ausgeführt, welches „der Lösungsversuch" überschrieben ist.

Der Verf. geht davon aus, daß „das Ich sich unmittelbar ein Stück Raum erfüllend findet und diese Raumerfüllung in bestimmter Weise gestaltet: unmittelbar wird es sich der Teile derselben, ihres Zusammenhängens und ihrer Lage bewußt". Damit sei die Aufstellung eines Gegensatzes von Körper und Geist vermieden. Mit der eigenen Ausgedehntheit sei der ganze Raum gesetzt und das, was ihn erfüllt, die sog. Außenwelt. Eine prinzipielle Verschiedenheit zwischen der letzteren und dem Ich, d. h. seinem Leibe und seinen sog. psychischen Thätigkeiten, bestehe nicht, sie bilden alle als Bewußtseinsinhalte ein zusammenhängendes einheitliches Ganze. Doch nehme im Leben eines jeden Ich der eigene im Raume ausgedehnte Leib eine gewisse Sonderstellung gegenüber der „Außenwelt" ein, weshalb er von SCH. als „primärer Bewußtseinsinhalt" bezeichnet wird.

Gegenüber der materialistischen Hypothese betrachtet der Verf. „das Sichtbare und das Tastbare selbst als das Wirkliche. Sie sind nicht bloß subjektive Sinnesempfindungen, sondern gewinnen den Charakter des Objektiven, indem ihr Ort nicht die immateriell genannte von der Außenwelt und den anderen Seelen räumlich getrennte Seele ist, sondern der Raum, welcher der eine und selbe Bewußtseinsinhalt der vielen Ich ist —".

Diese Anschauungen, welche mir das Wesentliche der ziemlich breiten und wenig übersichtlichen Darstellung wiederzugeben scheinen, hat der Verf. nach seiner eigenen Angabe schon im Jahre 1878 in seiner „Erkenntnistheoretischen Logik" zum Ausdruck gebracht. Sie zeigen viel Verwandtes mit den unabhängig auf anderen Wegen gewonnenen Vorstellungen von E. MACH und R. AVENARIUS.

P. JENSEN (Breslau).

Ziehen, Th., Ueber die allgemeinen Beziehungen zwischen Gehirn und Seelenleben. Leipzig, J. A. Barth, 1902. 66 Seiten.

In der ersten Hälfte des mit Anmerkungen herausgegebenen Vortrags bringt der Verf. einen Ueberblick über die Reihe der verschiedenen

---

1) Vergl. hierüber auch die vortrefflichen Ausführungen von E. MACH, Beiträge zur Analyse der Empfindungen, 3. Aufl., Jena 1902, S. 70 ff. und Die Mechanik, 4. Aufl., Leipzig 1901, S. 513 f. und 536.

Vorstellungen, welche im Laufe der Zeiten über die Lokalisation der Seele im Körper geäußert worden sind. Diese historische Darstellung ist auf ein ausgedehntes Studium der einschlägigen Litteratur gegründet, von welcher auch die weniger bekannte, vom Mittelalter rückwärts reichende, in dankenswerter Weise ausgiebig berücksichtigt ist.

Bei der geschichtlichen Betrachtung in der Zeit angelangt, wo die Anschauung allgemein geworden, daß die seelischen Thätigkeiten im wesentlichen an das Gehirn gebunden seien, schreitet der Verf. zur Erörterung der Frage, welcher Art diese Beziehungen zwischen Gehirn und Seelenleben seien. Z. führt uns in sehr klarer und übersichtlicher Darlegung die verschiedenen Erklärungsweisen vor, durch welche man die empirisch festgestellte Thatsache vom psychophysischen Parallelismus verständlich zu machen gesucht hatte. Begonnen wird mit den dualistischen Hypothesen: der Leibnitz'schen von der prästabilierten Harmonie und derjenigen von der psychophysischen Kausalität (Descartes und neuerdings Rehmke)[1]), welcher auch der Occasionalismus von Geulinx beigerechnet wird. Dann folgt die Besprechung der monistischen Anschauungen, zunächst der scheinbar monistischen von Spinoza, Fichte, Schelling, Spencer, Fechner. Unter den wirklich monistischen Lösungsversuchen des psychophysischen Hauptproblems werden unterschieden der materialistische, wie er von de la Mettrie, C. Vogt und, mit dem Scheinmonismus Spinoza's kombiniert, von E. Haeckel unternommen wurde; ferner die spiritualistische Hypothese, welche Fichte in seinen älteren Schriften am konsequentesten vertritt, und endlich die idealistische, welcher auch der Verf. beipflichtet.

Als Idealismus bezeichnet Z. die Theorie, welche den Gegensatz zwischen Materie und Psyche nicht ohne weiteres annimmt, sondern die kritische Vorfrage stellt, ob uns wirklich beide Reihen von Vorgängen, die materielle und die psychische, nebeneinander und gleich ursprünglich gegeben seien: worauf als Antwort die erkenntnistheoretische Fundamentalthatsache festgestellt wird, daß wir aus der Erfahrung ausschließlich nur psychische Prozesse kennen, da sich bei näherem Zusehen auch die gesamte Körperwelt in Komplexe von psychischen Elementen, welche wir Empfindungen zu nennen pflegen, auflösen läßt. Der Kern dieser Weltanschauung kommt zum ersten Male bei Berkeley klar zum Ausdruck und neuerdings finden wir diese von Mach[2]), R. Avenarius, Schuppe u. a. vertreten. Eine aus-

1) Hier wäre besonders noch C. Stumpf zu nennen.

2) E. Mach scheint dem Verf. nicht bekannt zu sein; und doch hat dieser im Jahre 1875 (Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen, Leipzig 1875) bereits ganz kurz und im Jahre 1886 (Beiträge zur Analyse der Empfindungen, Jena 1886) ausführlicher mit vollster Klarheit und Entschiedenheit die Grundzüge der in Rede stehenden Weltanschauung entworfen, welche man vielleicht am besten mit Verworn (Allgemeine Physiologie, Jena 1895) als Psychomonismus bezeichnet. Mach ist auf seine Anschauungen später wiederholt zurückgekommen; siehe hierüber besonders: Analyse der Empfindungen, 3. Aufl., 1902, ferner Die Mechanik, 4. Aufl., Leipzig 1901 und Prinzipien der Wärmelehre, 2. Aufl., Leipzig 1900.

führlichere Darlegung und Begründung dieser Auffassung würde mehr Raum beanspruchen, als einem Referat zukommt. Wer dieselbe kennen zu lernen wünscht, muß sich gründlich mit ihr befassen, da eine flüchtige Betrachtung ebenso wie eine kurze Skizzierung des Standpunktes bei dem Uneingeweihten zunächst einiges Befremden und eine Fülle von scheinbar gewichtigen Einwänden hervorzurufen pflegt, deren Bekämpfung nicht in Kürze, wenn auch ohne besondere Schwierigkeiten, möglich ist.

Auch die Z.'sche Darstellung dieser Lehre ist nur ziemlich kurz gehalten. Sie scheint mir, zumal hinsichtlich des Begriffes der Masse und der Energie, nicht so konsequent durchgeführt zu sein wie die Anschauungen von E. Mach (l. c.). Auch thut der Verf. meines Erachtens Ewald Hering Unrecht, wenn er dessen Annahme von „angeborenen Raumwerten" der Netzhaut als etwas Geheimnisvolles bezeichnet, als einen Ausfluß der „Introjektionshypothese"; vielmehr führt die Hering'sche Vorstellung, welche mir nicht im Widerspruch mit dem Psychomonismus zu stehen scheint, die Analyse schon weiter, indem sie über die Bedingungen Aufschluß giebt, die für die räumliche Zuordnung eines Sehdinges zu den anderen Sehelementen des Ichs maßgebend sind. P. Jensen (Breslau).

Ergänzung.

Auf p. 255—258 des 1. Bandes dieser Zeitschrift findet sich ein Referat über meine Abhandlung „Ueber Kohlehydratzersetzung ohne Sauerstoffaufnahme bei Ascaris, einen tierischen Gährungsprozeß" von R. F. Fuchs (Erlangen).

Bei der Ausführlichkeit dieses Referates und dem Bestreben des Autors, die prinzipiell wichtige vorliegende Frage dem Leser dieser Zeitschrift klar zu legen, erlaube ich mir einige ergänzende Bemerkungen zu demselben beizufügen, um event. Missverständnisse zu verhüten.

Einmal erscheint es mir wichtig, daß dem Leser eine kurze Angabe über die quantitativen Verhältnisse gegeben werde, damit er die von mir gezogenen Folgerungen, die auch Fuchs wiedergiebt, besser beurteilen kann: 100 g Ascaris verbrauchen nach meinen Versuchen im Mittel im Tag 0,7 g Glykogen, dazu etwa 0,1 g Dextrose, und als Ausscheidungsprodukte fand ich im Mittel dagegen 0,4 g CO_2 und 0,3 g Valeriansäure.

Weiter kann ich nach meinen Befunden die Angabe von Fuchs (p. 255) nicht bestätigen, daß „dem Sauerstoff ein lebensverlängernder Einfluß auf die Ascariden entschieden zuerkannt werden muß", denn ich fand eben die Tiere ohne Sauerstoff, unter Kohlensäure am längsten lebend, und auch bei Ventilation mit Wasserstoff lebten sie etwas länger, als bei Luft- bezw. Sauerstoffdurchleitung.

Sodann ist Fuchs im Zweifel, ob wirklich bei den Versuchen mit Luftventilation sämtliche CO_2 der Luft durch die vorgelegte Barytlauge absorbiert worden sei. Wie vollkommen CO_2 aus der Luft durch Baryt-

lauge absorbiert wird, ist seit den Versuchen von PETTENKOFER (Ueber einen neuen Respirationsapparat, Abh. d. k. bayer. Ak. d. Wiss., II. Kl., Bd. 9, 2. Abt., München 1861), CARL und ERNST VOIT und JOSEF FORSTER (Ueber die Bestimmung des Wassers mittels des PETTENKOFERschen Respirationsapparates, Z. f. Biol., Bd. 11, 1875, p. 126 ff.) u. A. bekannt. In meinen Versuchen mit sehr langsamem Durchgang des Gases war die vorgelegte Lauge nie auch nur zum 4. Teil mit CO_2 gesättigt. In den nach der 1. Absorptionsröhre vorgelegten 2. Barytröhren habe ich bei Luftrespiration stets nur ganz minimale Mengen von $BaCO_3$ nachweisen können (z. B. 2—3 mg CO_2). Ich habe Mitteilungen über das dem Stoffwechselphysiologen so geläufige Verfahren in meinen Belegen nicht für notwendig gehalten.

Endlich habe ich noch einen Punkt zu berühren. p. 257 giebt FUCHS der Meinung Ausdruck, daß ich den Einwand, den ich ausgesprochen habe, ob die Valeriansäure nicht von Bakterien gebildet sein könnte, sicherer hätte widerlegen können, wenn ich das Waschwasser der Tiere (in dem sich diese Bakterien hätten befinden müssen), statt mit Dextrose (wie ich es that), mit Glykogen versetzt hätte und nunmehr (wie bei Dextrosezusatz) auch keine Valeriansäure erhalten hätte.

Ich vermag diese Ansicht nicht zu teilen. Es ist mir nicht bekannt, daß es Bakterien oder Hefen etc. giebt, welche Dextrose nicht verarbeiten bezw. aufnehmen können, wohl aber Glykogen. Dagegen ist es bekannt, daß es z. B. Hefen giebt, welche nur Dextrose, nicht aber Di- und Polysaccharide vergären können. Mit der Versuchswahl von R. FUCHS wäre also nicht mehr, sondern weniger zu beweisen gewesen, als mit der von mir gewählten.

Aus dem Mitgeteilten erhellt, daß die Bedenken des Herrn FUCHS gegen meine Versuchsanordnung nicht stichhaltig sind.

Der Richtigstellung halber sei noch ein Punkt kurz erwähnt. FUCHS schreibt p. 257: „Betrachtet man die Kohlehydratzersetzung zu Kohlensäure und Valeriansäure vom energetischen Standpunkt aus, so ergiebt sich, daß sie mindestens um $^1/_4$ weniger Kalorien entwickelt als eine Verbrennung zu Wasser und Kohlensäure“, d. h. also immerhin vielleicht 75 Proz. der hierbei frei werdenden Kalorienmenge. Hier muß ein Mißverständnis vorliegen. Ich habe (p. 82 meiner Abh.) geschrieben, daß höchstens $^1/_4$ der Kalorien, die bei der Verbrennung der Dextrose zu CO_2 und H_2O frei werden, auf dem Zersetzungswege zu Valeriansäure und Kohlensäure frei werden kann, d. h. also höchstens 25 Proz., nicht höchstens 75 Proz., wie FUCHS referiert hat. Ich habe aber bemerkt, daß es vermutlich noch bedeutend weniger sei, vielleicht 10 Proz., ähnlich wie das Verhältnis z. B. bei der Buttersäure- oder Alkoholgärung sich stellt. WEINLAND (München).

Zu voranstehender Ergänzung sei mir gestattet folgendes hinzuzufügen:

Meine Angabe, daß dem Sauerstoff ein lebensverlängernder Einfluß zuerkannt werden muß, geht auf BUNGE zurück (Zeitschr. f. physiol. Chem., Bd. 8, 1883/84, p. 58), wo er folgendes ausführt: „Daß die

Ascariden ganz ohne Sauerstoff leben können, schließe ich aus diesen Versuchen nicht, weil ich durch sehr zahlreiche Kontrollversuche mich überzeugt habe, daß die Tiere (Ascaris mystax) ceteris paribus bei Sauerstoffzutritt meist länger leben, gewöhnlich 8—10 Tage, bisweilen sogar bis 15 Tage, seltener weniger als 6 Tage.“ Ohne Sauerstoff wird die Lebensdauer der untersuchten Ascariden von Bunge auf 4—5 Tage angegeben. Bunge wird auch von Weinland ausführlich citiert. Wenn ich mich an der betreffenden Stelle meines Referates an Bunge halte, so geschieht es deshalb, weil Beobachtung gegen Beobachtung steht, Bunge aber von sehr zahlreichen Versuchen spricht, während Weinland's gegenteilige Beobachtungen vier Versuche umfassen.

Was den dritten Gegenstand der Ergänzung anbelangt, so haben mich Weinland's Angaben vollkommen davon überzeugt, daß keine unvollkommene CO_2-Absorption vorhanden war. Uebrigens habe ich in meinem Referate (p. 256, Z. 6 v. unten) gesagt, daß ein solcher Zufall bei Weinland's Versuchen nicht wahrscheinlich ist.

Was ferner meine Meinung über den Bebrütungsversuch Ascaridenwaschwasser + Dextrose anbelangt, so ist die von mir vorgeschlagene Modifikation des Versuches mit Glykogenzusatz anstatt Dextrose von Weinland mißverstanden worden, was bei der Kürze dieser Bemerkung leicht möglich war. Durch die von mir vorgeschlagene Modifikation sollte gar nicht entschieden werden, ob es Hefen oder Bakterien giebt, die Dextrose nicht angreifen, wohl aber Glykogen; sondern es handelt sich einfach darum, ob bei der Bebrütung von Glykogen mit Ascaridenwaschwasser keine Valeriansäure entsteht Es wäre eben denkbar, daß das Glykogen bei einer durch Bakterien oder Hefen veranlaßten Gärung andere Spaltungsprodukte aufweist als die Dextrose beim gleichen Versuch. Darüber kann nur ein ad hoc angestellter Versuch entscheiden. Da in Weinland's Versuchen die Valeriansäure aus Glykogen entstanden ist, so fordert ein strenger Kontrollversuch bei der Bebrütung gleichfalls Glykogen und nicht Dextrose. Nur ein solcher Versuch entscheidet, ob mein Bedenken gerechtfertigt ist oder nicht.

Schließlich sei noch bemerkt, daß die zuletzt angeführte Richtigstellung Weinland's insoweit gerechtfertigt ist, als es sich um ein Uebersehen eines Druckfehlers meinerseits handelt. Denn es soll heißen: „daß sie mindestens um $^3/_4$ weniger Kalorien entwickelt u. s. w.“

R. F. Fuchs (Erlangen).

Referate.

Pauli, W., Der kolloidale Zustand und die Vorgänge in der lebendigen Substanz. (Naturwissenschaftl. Rundschau, Bd. 17, 1902, No. 25—27. Verlag von F. Vieweg und Sohn, Braunschweig.)

Seitdem sich die physikalisch-chemische Forschung biologischen Problemen zugewandt hat, ist schon oft die Bedeutung der kolloidalen Beschaffenheit des Protoplasmas für das Zustandekommen der Lebensprozesse gewürdigt worden. Im allgemeinen herrschte bisher die Ansicht von einer zweiphasigen Beschaffenheit der lebenden Substanz vor, eine Ansicht, die ihren wichtigsten Stützpunkt in den bekannten Untersuchungen von Bütschli fand, dem es gelungen war, in Gallerten sowohl wie im Protoplasma einen feinwabigen Bau nachzuweisen. Durch die Annahme einer Wabenstruktur schien die Fähigkeit der Zelle zu gleicher Zeit die verschiedensten chemischen Prozesse, Synthesen und Analysen, Reduktionen und Oxydationen in sich vorgehen zu lassen, einer ungezwungenen Erklärung zugänglich zu sein. So verglich Hofmeister die einzelnen durch undurchgängige Wände getrennten Waben mit Reagenzgläsern, in denen unabhängig von einander die differentesten Prozesse sich abspielen. Gegenüber dieser Anschauung tritt der Verfasser für eine einphasige, homogene Struktur der Gallerten ein und sucht weiterhin zu zeigen, daß alle biochemischen Erscheinungen auch unabhängig von einer wabigen Beschaffenheit des Protoplasmas erklärt werden können.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß an gefällten und geronnenen Lösungen von Kolloiden eine Wabenstruktur sichtbar ist, wie sie Bütschli beschrieben hat. Wenn jedoch B. glaubt, an erstarrten oder gelatinierten Kolloiden ebenfalls eine solche Struktur nachgewiesen zu haben, so kann sich der Verfasser dieser Ansicht nicht anschließen. Zunächst sind die Entmischung, d. h. die Fällung oder Gerinnung einerseits und Erstarren oder Gelatinieren andererseits als zwei durchaus differente Prozesse anzusehen: während Erstarrungsgeschwindigkeit und Erstarrpunkt des Leimes durch Zusätze von Krystalloiden stets beeinflußt werden, ist die Fällung der Gelatine stets an diskrete Mengenverhältnisse des Fällungsmittels gebunden; während ferner sämtliche Krystalloide das Gelatinieren ändern, sind nur bestimmte Krystalloide Fällungsmittel. Setzt man mehrere Krystalloide, ob Elektrolyte oder nicht, der Gelatine hinzu, so summieren sich deren Wirkungen auf das Gelatinieren; dagegen hindern gewisse

Nichtelektrolyte, wie Harnstoff, Zucker, die fällende Wirkung von Elektrolyten. Neben vielen anderen Beobachtungen spricht besonders für eine Verschiedenheit beider Vorgänge der Umstand, daß es gelingt, in einer starren, klaren Gelatine ohne Wechsel des Aggregatzustandes ebenso eine Fällung zu erzeugen wie in flüssiger Leimlösung.

Die Beobachtungen Bütschli's beziehen sich nun, wenn eine Wabenstruktur sichtbar ist, stets auf geronnene oder gefällte Kolloide, während gelatinierte Leimlösung immer homogen ist. Dieser Punkt spricht sehr gegen eine präformierte Wabenstruktur. Wenn in Gelatine aufgeschwemmte feinste Körnchen sich nach der Gerinnung immer in den Wänden und Knotenpunkten des Gerüstwerkes finden, so spricht das nicht für das Vorhandensein eines präformierten Wabensystems; vielmehr bilden die Körnchen Kernpunkte, von denen die Gerinnung ausgeht. Wird eine dünne Gelatineschicht mit Chromsäure behandelt, so treten die Wabenstrukturen deutlich hervor; setzt man jedoch der Chromsäure Harnstoff hinzu, so wird die Gelatine fest, aber homogen. Nach dem oben Gesagten ist es leicht verständlich, daß im letzteren Falle hier keine Gerinnung, sondern eine Gelatinierung eingetreten ist. Es würde zu weit führen, wollten wir alle Punkte angeben, die der Verfasser noch weiterhin gegen eine präformierte Wabenstruktur anführt. Jedenfalls zeigt er, daß kein Grund vorliegt, aus den Beobachtungen Bütschli's auf eine zweiphasige Beschaffenheit des Protoplasmas zu schließen.

Wenn nun eine präformierte Struktur nicht erwiesen ist, wie erklärt sich dann der Umstand, daß in einem homogenen Kolloid, ohne daß Scheidewände vorhanden sind, die verschiedensten, oft geradezu entgegengesetzten, chemischen Prozesse sich nebeneinander abspielen können?

Eine Erklärung hierfür sucht der Verf. in der Erscheinung der heterodromen Gegenprozesse. Essigsäure und Aethylalkohol geben Aethylacetat und Wasser. Letztere geben wieder Essigsäure und Alkohol. Das ist ein einfacher, homodromer Gegenprozeß, der auf demselben Wege, einmal von links nach rechts, das andere Mal umgekehrt verläuft. Positive und negative Größen suchen sich gegenseitig aufzuheben und, wie auch der Ausgangspunkt sein mag, das Resultat ist ein bestimmter Gleichgewichtszustand aller möglichen Endprodukte. Ganz anders die heterodromen Gegenprozesse: hier handelt es sich um Gegenreaktionen, die auf verschiedenen Wegen verlaufen, es besteht also kein Antagonismus und kein Bestreben, sich gegenseitig aufzuheben. Führt man z. B. eine Gelatine über den Erstarrpunkt zu der Ausgangstemperatur, die zwischen Schmelz- und Erstarrpunkt lag, zurück, so ist sie fest; bringt man sie über den Schmelzpunkt auf dieselbe Ausgangstemperatur zurück, so ist sie flüssig. Wäre beim Erstarren oder Schmelzen derselbe Weg, nur im entgegengesetzten Sinne zurückgelegt, so müßte die Gelatine, bei der Ausgangstemperatur angelangt, in beiden Fällen sich in demselben Zustande befinden. Der Raum verbietet weiter auf den Punkt der heterodromen Gegenreaktionen einzugehen. Im Tierkörper scheinen dieselben eine große Rolle zu spielen, wie die Untersuchungen Wiener's über Harnsäurezerfall und -synthese beweisen.

„In der Thatsache, daß die heterodromen Gegenprozesse auf verschiedenen Bahnen verlaufen, erkennen wir einen einfachen Grund, weshalb sie sich gleichzeitig und nebeneinander abspielen, weshalb auch Gegenfermente ohne Seitenwände, sozusagen in molekularer Nähe, ihre Wirkung entfalten können."

Die hier entwickelten Ansichten sucht der Verf. ferner an der Hering'schen Farbentheorie zu illustrieren: solchen Farbenempfindungen, die man zu gleicher Zeit wahrnehmen kann, könnten heterodrome, den komplementären Farbenempfindungen homodrome Gegenprozesse zu Grunde liegen.

Zweifellos bietet die vorliegende Arbeit eine Fülle von anregenden Gedanken und interessanten Beobachtungen. Zu einem abschließenden Urteil wird man wohl erst kommen können, wenn weitere Erfahrungen über die Bedeutung heterodromer Gegenprozesse in der Zelle gesammelt sind. Jedenfalls fordern die Untersuchungen zur größten Vorsicht in der Deutung von Protoplasmastrukturen auf.

P. Morawitz (Göttingen).

Bernstein, J., Die Krafte der Bewegung in der lebenden Substanz. Braunschweig 1902. Verlag von F. Vieweg und Sohn.

Unter Oberflächenenergie versteht man „die an der Oberfläche einer Flüssigkeit herrschende Spannung, welche an der Oberfläche nach allen Richtungen ziehend dieselbe zu verkleinern strebt". Die Bedeutung der Oberflächenspannung ist durch die bekannten Versuche Berthold's, Quincke's und Verworn's bisher nur für die amöboide Bewegung ermittelt worden, indem diese Forscher feststellten, daß Verminderung der Oberflächenspannung Expansion, eine Vermehrung derselben Kontraktion zur Folge hat. Daß in der That Oberflächenenergie in andere Energieformen, z. B. in mechanische Arbeit umgesetzt werden kann, beweist der von Lippmann angestellte Grundversuch über die kapillarelektrischen Erscheinungen, sowie der Versuch von van Mensbrugge. Letzterer ist ebenso einfach wie instruktiv: stellt man in einem rechteckigen Metallrahmen, dessen eine Seite beweglich ist, eine Seifenlamelle her und vergrößert durch Ausschieben der beweglichen Seite die Oberfläche der Lamelle, so wird sich dieselbe, sobald man losläßt, vermöge ihrer Oberflächenspannung auf ihre frühere Größe zusammenzuziehen suchen und den ausgezogenen Teil des Rahmens zurückschieben.

Da die Muskelbewegung nichts anderes ist, als eine modifizierte und nach einer Richtung hin spezialisierte Protoplasmabewegung, so drängte sich dem Verf. die Frage auf, ob nicht auch diese höhere Form der tierischen Bewegung auf Wirkungen der Oberflächenspannung zurückzuführen sei. Die Bewegungen der Amöbe werden bewirkt durch Veränderungen der Spannung zwischen ihrem Protoplasma und der umgebenden Flüssigkeit. Könnten nicht in ähnlicher Weise die Muskelbewegungen ihre Ursache in Spannungsänderungen zwischen Fibrillen und Sarkoplasma haben?

Der Reiz, der den Muskel trifft, veranlaßt eine chemische Veränderung, das Freiwerden chemischer Energie. Die Frage, auf welchem Wege eine Umsetzung der chemischen Energie in Arbeit erfolgt, war

bisher noch ungelöst. Bei den thermischen Maschinen, z. B. der Dampfmaschine, wird die chemische Energie in Wärme und Volumsenergie und dadurch erzeugte Spannung umsetzt. Daß dieses Verhalten für den Muskel nicht zutrifft, beweist schon der Umstand, daß der arbeitende Muskel bei gleichbleibendem Volum nur seine Gestalt ändert, daß also keine Volumenergie, sondern Formenenergie entsteht. Es erscheint vielmehr am wahrscheinlichsten, daß die durch den auslösenden Reiz entstandene chemische Veränderung des Sarkoplasma oder der Fibrillen, die eine sehr große Oberfläche darbieten, mit Vermehrung der Oberflächenspannung der Fibrillen einhergeht. Sie oder die kleinsten rechteckigen oder elliptischen Teilchen, aus denen sie bestehen, suchen sich, analog dem Verhalten der Amöbe, der Kugelgestalt zu nähern, und es erfolgt eine Kontraktion.

Die erste Voraussetzung für die Richtigkeit dieser Hypothese ist natürlich, daß die Werte der Oberflächenspannungen genügende sind, um die Kontraktion hervorzurufen. Die mathematische Ableitung zeigt in der That, daß dieses der Fall ist.

Die Hypothese B.'s gewinnt eine wesentliche Stütze durch die Versuche von Fick. Derselbe zeigte, daß der Muskel keine thermische, sondern eine unvollkommene chemodynamische Maschine ist, da ein Teil der chemischen Energie direkt in Arbeit umgesetzt wird. Es erscheint das sehr zweckmäßig, wenn man bedenkt, daß ein großer Teil der Wärmeenergie nicht in Arbeit umgewandelt werden kann; während daher z. B. die thermische Dampfmaschine nur 10 Proz. des Energieverbrauches als nutzbare Arbeit liefert, steigt diese Zahl für die Muskelmaschine auf 25—30 Proz. Falls die oben entwickelte Hypothese richtig ist, so wird „die Muskelmaschine um so vollkommener erscheinen, je größer die wirksame Oberfläche gegenüber der Muskelmasse ist".

B. beschließt seine geistvollen und interessanten Ausführungen, indem er der Hoffnung Ausdruck giebt, daß seine Theorie der Muskelbewegung einen weiteren Schritt vorwärts bedeuten möge auf dem Wege, der zur naturwissenschaftlichen Erklärung der Lebenserscheinungen führt.

P. Morawitz (Göttingen).

Macfadyen, A., On the Influence of the Temperature of Liquid Air on Bacteria. (Proceedings of the Royal Society, Vol. 66, 1900.)

— and **Rocoland, S.**, Further Note on the Influence of the Temperature of Liquid Air on Bacteria. (Ibid.)

— — Influence of the Temperature of Liquid Hydrogen on Bacteria. (Ibid.)

— The Effect of Physical Agents on Bacterial Life. (Royal Institution of Great Britain, Friday, June 8, 1900.)

Der Verf. hat den Einfluß sehr niederer Temperaturen auf Bakterien untersucht und giebt in der letzten Arbeit einen Ueberblick über die Einwirkung, die physikalische Verhältnisse im allgemeinen auf die Spaltspilze ausüben. Die Luft ist wegen des den meisten Bakterienarten verderblichen Einflusses des Lichtes und der Trockenheit sehr arm an Mikroorganismen. Ihre Zahl wechselt sehr, im Durchschnitt

beträgt sie 500—1000 auf 1000 Liter; davon sind jedoch nur 100 bis 200 Bakterien. Nach Untersuchungen MACFADYEN's scheint eine direkte Proportion zwischen der Anzahl der Staubpartikel und der Mikroorganismen in der Luft zu bestehen (ermittelt durch den Staubzähler von AITKEN). Elektricität scheint an sich, abgesehen von der Wärme und Ozonwirkung, keine Schädigung der Bakterien herbeizuführen, ebensowenig scheint dem Verf. ein direkter Einfluß der RÖNTGEN-Strahlen erwiesen zu sein.

Gegen Vermehrung des Druckes sind Bakterien sehr widerstandsfähig. Selbst unter 600 Atmosphären Druck behalten Milzbrandkulturen ihre Virulenz.

Am ausführlichsten beschäftigt sich der Verf. mit der Einwirkung der Temperatur: während es Bakterien giebt, die schon bei 0° sich vermehren, besitzen die thermophilen Arten ein Optimum, das bei 50—55°, ja sogar bei 65° gelegen ist, einer Temperatur also, bei der das Protoplasma im allgemeinen abstirbt. Gutes Wachstum erzielte der Verf. in einigen Fällen selbst noch bei 72°, also etwa bei der Gerinnungstemperatur der meisten Eiweißkörper. Im allgemeinen kann man drei große Gruppen von Bakterien unterscheiden: bei der ersten Gruppe liegt das Optimum der Temperatur bei 15—20°, das der zweiten bei 37°, die dritte Gruppe sind die Thermophilen. Groß ist die Anpassungsfähigkeit der Bakterien an verschiedene Temperaturen: Milzbrandbacillen wachsen bei 12° und 42°. Erstere sind für den Frosch, letztere für die Taube pathogen.

Gegen feuchte Wärme sind die meisten Bakterien nicht sehr resistent. Zur Pasteurisierung der Milch genügt es nach Angabe des Verf. dieselbe in einem dünnen Strom in Metallröhren 30 Sekunden hindurch auf 70° zu erwärmen, dann in derselben Weise abzukühlen. Der Verf. will dadurch ca. 90 Proz. der in der Milch enthaltenen Bakterien, darunter sämtliche pathogene, unschädlich gemacht haben.

Viel resistenter sind Bakterien gegen Kälte, und es ist bisher noch keine Grenze ihrer Widerstandsfähigkeit ermittelt worden. Der Verf. hat Kulturen verschiedener Bakterien, von den sehr empfindlichen Choleraspirillen bis zu den resistenten Milzbrandsporen, 20 Stunden bis 7 Tage der Temperatur flüssiger Luft, also einer Temperatur von —183° bis —192° ausgesetzt, ohne daß irgend eine Veränderung der Virulenz oder der sonstigen Eigenschaften hätte beobachtet werden können. Bemerkenswert erscheint, daß Kulturen des Bac. phosphorescens dieser niedrigen Temperatur ausgesetzt aufhören zu leuchten, herausgenommen jedoch ihre Leuchtkraft sofort wieder unverändert zeigen. Offenbar werden also bei dieser excessiv niedrigen Temperatur die Oxydationsvorgänge außerordentlich eingeschränkt oder hören ganz auf, so daß die Bakterien sich im Zustande des latenten Lebens befinden. Vermittelst flüssigen Wasserstoffs gelang es dem Verf. sogar, die Temperatur bis ca. —252° herabzusetzen. Aber auch hier waren die Bakterien bei 10-stündiger Dauer des Versuchs in ihrer Vitalität nicht geschädigt, trotzdem die Temperatur nur 21° über dem absoluten Nullpunkt lag, der Temperatur also, bei der die molekularen Bewegungen aufhören.

P. MORAWITZ (Göttingen).

Tangl, F., Zur Kenntnis des P-, Ca- und Mg-Umsatzes bei Pflanzenfressern. (Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 89, 1902.)

Zwei Reihen von Stoffwechselversuchen, die der Verf. an Pferden ausführte, ergaben die interessante Thatsache, daß zwischen dem N- und P-Stoffwechsel ein gewisser Parallelismus besteht. Das erste Versuchstier, das täglich etwa 19 g N verlor (entsprechend 600 g Fleisch), befand sich auch im P-Deficit; doch waren die ausgeschiedenen P-Mengen viel zu klein, als daß sie 600 g Fleisch hätten entsprechen können. Man muß daher annehmen, daß bei ungenügender Eiweißzufuhr außer Fleisch auch P-ärmere Gewebe zersetzt werden. Ebenso zeigen im Zustaude der Ueberernährung die angesetzten N- und P-Mengen keine Uebereinstimmung. Auch in diesem Falle wird viel weniger P angesetzt, als dem N-Ansatz entspricht, wenn man das im Muskelfleisch bestehende Verhältnis von N zu P zu Grunde legt. Wahrscheinlich wird auch hier die Bildung N-reicher, aber P-armer Gewebe eine Rolle spielen. P. Morawitz (Göttingen).

Kölsch, Karl, Untersuchungen über die Zerfließungserscheinungen der ciliaten Infusorien (nebst Bemerkungen über Protoplasmastruktur, Protoplasmabewegungen und Vitalfärbungen). (Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. und Ontog., Bd. 16, 1902, p. 273—422, Taf. 26—28 und 5 Textfig.)

Die Nekrobiose der ciliaten Infusorien wird in sorgfältigen Einzeldarstellungen auf Grund umfangreicher Untersuchungen erörtert. 4 Typen des Zerfließens stellt der Verf. auf, deren Unterschiede, wie er zeigt, durch die Verschiedenartigkeit der Plasmastruktur bedingt sind, welche den betreffenden Infusorien eigen ist.

Die erste Gruppe bildet Paramaecium aurelia Ehrbg. nebst einer Reihe von Formen, wie z. B. Chilodon, Colpidium, Colpoda, Vorticella u. a. Das Charakteristische im Zerfließen dieser Tiere liegt darin, daß sich in dem Alveolarsaum, den sie besitzen, „interalveolare Flüssigkeitstropfen“ bilden. Ermöglicht wird deren Entstehung durch eine lokale Verflüssigung der Pellicula durch Druck oder irgendwelche andere starke (z. B. chemische) Reize. Die Verflüssigung der Pellicula bedingt dann die diosmotische Wasseraufnahme. Das Corticalplasma und auch die peripheren Schichten des Entoplasmas werden verflüssigt und aufgelöst, der Rest des Körpers, der nicht in direkte Berührung mit dem Wasser kommt, gerinnt. Typisch ist in diesem wie in allen anderen Fällen die regelmäßige Verlangsamung des Schlages der contractilen Vacuolen, deren diastolisches Volumen sich vergrößert.

Die zweite Gruppe besteht aus Bursaria truncatella O. F. M. und z. B. Stentor und Spirostomum. Hier kommt es nur selten zur Bildung von Interalveolartropfen, es wird vielmehr durch diosmotische Wasseraufnahme bei verflüssigter Pellicula der Alveolarsaum ganz zerstört und die Tiere zerfließen in eine große Anzahl Protoplasmatropfen, welche bei Berührung mit Wasser sofort aufquellen und schließlich entweder in eine strukturlose, mehr oder minder leichtflüssige Masse übergehen, die restlos aufgelöst wird.

Die dritte Gruppe, zu der besonders die hypotrichen Infusorien gehören, ist gekennzeichnet durch das vollständige Fehlen interalveolärer Flüssigkeitsansammlungen und die außerordentlich große Wasserlöslichkeit der Pellicula und des Protoplasmas nach vorhergegangener Wasseraufnahme. Was aber diese Gruppe vor allem interessant macht, das ist das Auftreten von Myelin beim Zerfließen. Verf. konnte ausschließen, daß dasselbe etwa von irgendwelchen Einschlußsubstanzen des Protoplasmas oder von in Verdauung begriffenen Nahrungskörpern herrührte und kommt daher zu dem Schluß, daß wir in dem Myelin ein metamorphotisches Degenerationsprodukt des Protoplasmas vor uns haben. Noch komplizierter gestalten sich die nekrobiotischen Prozesse bei den beiden parasitisch lebenden Infusorien Opalina und Balantidium. Auch hier tritt infolge des Druckes unter dem Deckglase, durch den das Zerfließen bewirkt wird, eine partielle Verflüssigung der Pellicula ein, die dieselbe für Wasser leichter durchgängig macht. Die nun folgende osmotische Wasseraufnahme führt aber nicht zu einer einfachen Auflösung des Protoplasmas, sondern zu metamorphotischen Prozessen, als deren Produkt ein Körper erscheint, den Kölsch als Paramyelin bezeichnet, ein Name, der nichts über die chemische Natur des Körpers aussagen soll, sondern nur feststellt, daß das hier auftretende Degenerationsprodukt specifisch von dem bisher bei Ciliaten allein als Produkt regressiver Ernährungsstörungen bekannten Myelin verschieden ist.

Wir kennen also jetzt außer den einfachsten nekrobiotischen Vorgängen der Verflüssigung und Gerinnung noch zwei weitere specifische Prozesse, die myeline Degeneration und die paramyeline Degeneration.

Die weiteren Abschnitte über Zerfließungserscheinungen unter der Wirkung der verschiedensten Reize enthalten noch eine Menge interessanter Beobachtungen, eignen sich aber weniger zum Referat.

Die Tendenz der ganzen Arbeit ist die, eine mechanisch-physikalische Erklärung der Zerfließungserscheinungen zu geben, ohne oder doch mit sehr geringer Berücksichtigung der Stoffwechselvorgänge in der lebendigen Substanz, welche von allgemein physiologischem Standpunkte aus doch als die Grundlage der äußerlich wahrnehmbaren Veränderungen in Bezug auf Wasserlöslichkeit, osmotische Verhältnisee u. s. w. angesehen werden müssen. Diese Art der Auffassung führt zu einer Polemik gegen Verworn. Die Auffassung des Verf.'s aber, daß z. B. der Druck des Deckglases direkt verflüssigend auf das Protoplasma der Pellicula einwirkte, ist doch wohl mindestens ebenso hypothetisch wie die Verworn's, der die fraglichen Veränderungen als Reizwirkungen auffaßt, also der Möglichkeit Raum läßt, daß zwischen die direkte Wirkung des Druckes auf das Protoplasma und den Vorgang der Verflüssigung sich noch chemische Prozesse einschieben. Die wesentliche Verschiedenheit in der Auffassung Verworn's und Kölsch's besteht eben darin, daß letzterer sich die Wirkung der veränderten äußeren Bedingungen grob physikalisch vorstellt, Verworn dagegen dieselben als die Wirkung von Reizen auffaßt, die bestimmte Stoffwechselstörungen im lebendigen System der Zelle auslösen.

A. Pütter (Breslau).

Mendelssohn, M. Maurice, Recherches sur la thermotaxie des organismes unicellulaires. (Journ. de Physiol. et de Pathol. générale, 1902, p. 393—409, 6 Textfig.)

— Recherches sur l'interférence de la thermotaxie avec d'autres tactismes et sur le mécanisme du mouvement thermotactique. (Ibid., 1902, p. 475—488, 5 Textfig.)

— Quelques considérations sur la nature et le role biologique de la thermotaxie. (Ibid., 1902, p. 489—496.)

Die drei kleinen Abhandlungen bilden eine zusammenfassende Darstellung der Lehre von der Thermotaxis.

Der Verf. hat seine früher schon an Paramaecium gemachten Untersuchungen über eine Reihe von Vertretern verschiedener Klassen der Protisten ausgedehnt, und zeigt bei ihnen die positive und negative Thermotaxis, das Wärmeoptimum, die Schwellenwerte der thermotaktischen Reizbarkeit u. s. w. Von allgemeinerem Interesse ist die Angabe, daß sich das Wärmeoptimum einer Art verändern läßt, und zwar so, daß es erhöht wird, wenn man die Tiere längere Zeit bei hohen Temperaturen hält, während ein längerer Aufenthalt bei niederen Temperaturen das Wärmeoptimum herabsetzt. Eine Reihe lehrreicher Experimente zeigt die Interferenz der Thermotaxis mit der Galvanotaxis, Phototaxis und Chemotaxis, alle können sie sich mit der richtenden Wirkung der Wärme summieren, alle können sie schwächend auf die Thermotaxis einwirken, ja sie gänzlich aufheben. Der Mechanismus der thermotaktischen Einstellung wird in genau derselben Weise erklärt, wie es Verworn für Galvanotaxis, Jensen für die Geotaxis gethan hat.

Die allgemeinen Betrachtungen des dritten der oben genannten Essais beschäftigen sich besonders mit der Frage, ob die thermotaktischen Erscheinungen als „Reflexe“ oder als direkte Einwirkungen der Wärme auf das Protoplasma der Zellen anzusehen seien. Von Bedeutung ist die Angabe, daß das Weber-Fechner'sche Gesetz, das Pfeffer seinerzeit für die chemotaktische Reizbarkeit der Protisten bestätigt fand, bei der Thermotaxis nicht eingehalten wird. Die Intensität der thermotaktischen Reaktion ist direkt proportional der Intensität des Reizes, nicht proportional dem Logarithmus des Reizes.

A. Pütter (Breslau).

Triepel, Hermann, Einführung in die physikalische Anatomie. Wiesbaden, J. F. Bergmann, 1902. X u. 232 pp., 23 Textfig. u. 3 Taf.

Bei der wachsenden Bedeutung, welche der Entwickelungsmechanik unter den biologischen Wissenschaften zukommt, ist es eine direkte Notwendigkeit, die physikalischen Eigenschaften der Gewebe und Organe eingehender zu studieren. Denn durch die Kenntnis der physikalischen Eigenschaften der Gewebe und Organe gelangen wir erst zu einer richtigen Würdigung und zum vollen Verständnis der funktionellen Leistungen des Tierorganismus. Da ferner zwischen Funktion und Gestalt die innigsten Beziehungen bestehen, so wird die physikalische Anatomie zu einer wichtigen allgemeinen Basis für die morpho- und histogenetischen Prozesse. Es ist deshalb das Triepel'sche Buch

geeignet, eine fühlbare Lücke unserer biologischen Litteratur auszufüllen. Einmal liefert es eine Uebersicht über die bisherigen Forschungsergebnisse auf diesem Gebiete, und zum anderen werden auch die allgemeinen Grundsätze der Elastizitäts- und Festigkeitslehre in elementarer Weise entwickelt, so daß die rein theoretische Seite dieses Fragenkomplexes gleichfalls eine entsprechende Würdigung erfährt. Im zweiten Teile des Buches werden die Elastizität und Festigkeit der menschlichen Gewebe und Organe einzeln behandelt, so vor allem das gelbe Bindegewebe (elastisches Bindegewebe), quergestreifte und glatte Muskulatur, Sehnengewebe, Knorpel- und Knochengewebe. Schon bei diesen Ausführungen werden vielfach physiologische und allgemein biologische Fragen in den Kreis der Betrachtungen eingeschlossen, namentlich das Verhältnis zwischen specifischem Gewicht, Wassergehalt und Elastizität der Gewebe, ferner die komplizierten Beziehungen zwischen Gewebsbildung und funktioneller Beanspruchung. An diese Betrachtungen schließen sich die Untersuchungen über die Elastizität und Festigkeit ganzer Organe an. Es werden die verschiedenen Knochen sowie Thorax, Becken und Schädel als Ganzes untersucht. Dann folgen noch die Kapitel über Blutgefäße und Nerven.

Diejenigen Abschnitte, welche über das Verhalten ganzer Organe handeln, bieten nicht nur für die theoretische Forschung ein überaus interessantes Material, sondern sie sind auch für den Kliniker, namentlich für den Chirurgen von großem Werte, zumal darin die exakten physikalischen Grundlagen für die verschiedenen Frakturformen, Sehnenzerreißungen entwickelt werden, welche für die Aetiologie dieser Vorgänge von besonderer Wichtigkeit sind.

Ein großer Teil des behandelten Materiales basiert auf Originaluntersuchungen Triepel's selbst, die hier zum erstenmal veröffentlicht werden, während ein anderer Teil durch den Autor eine sehr sorgfältige und sachgemäße Umarbeitung dahingehend erfuhr, daß er, soweit es nach den Angaben der früheren Autoren möglich war, aus deren Messungen die verschiedenen Module berechnete.

Für jeden der sich mit den kausalen Problemen der Morphologie und der Physiologie beschäftigt, wird das Triepel'sche Buch ein wertvolles und willkommenes Hilfsmittel sein. R. F. Fuchs (Erlangen).

Schneider, Karl C., Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena (Verlag von Gustav Fischer) 1902.

Wenn das vorliegende Werk auch in erster Linie für Zoologen bestimmt ist, so entwickelt der Verf. im allgemeinen Teile doch Gedanken, deren Kenntnis auch vom physiologischen und allgemein biologischen Standpunkte aus von Interesse erscheint. Der Verf. giebt zunächst eine Uebersicht über Begriff und Aufgabe der vergleichenden Histologie, bespricht die in den verschiedenen Klassen des Tierreiches auftretenden Zellformen und geht dann ausführlich auf den feineren Bau des Protoplasma ein. Sch. ist ein entschiedener Anhänger der Fibrillentheorie: das Protoplasma setzt sich aus Linom (dem System der Fibrillen) und dem Hyalom (der Zwischensubstanz) zusammen. Die Linen oder Fäden ihrerseits bestehen aus kleinen Körnchen,

Chondren, die als die eigentlichen Träger der Lebenserscheinungen anzusehen sind. Die Funktion der Fäden ist Stützleistung, Reizleitung und Kontraktion, während das Hyalom im wesentlichen als Ansammlungsort der Chondren oder Protobionten, von denen ein Teil nicht zur Bildung des Netzwerkes dient, in Betracht kommt. Die Chondren vermehren sich durch Teilung.

Inwieweit diese Ideen, die als eine Modifikation der ALTMANNschen Granulatheorie erscheinen, unter den Biologen Anklang finden werden, mag dahingestellt bleiben. Immerhin hätte der Verf., selbst als Anhänger der Fibrillentheorie, die BÜTSCHLI'sche Anschauung über die Struktur des Protoplasma nicht mit Stillschweigen übergehen sollen, da das Bestehen einer Wabenstruktur in verschiedenen protoplasmatischen Gebilden heute wohl von den meisten Histologen angenommen wird.

Großen Dank würde sich der Verf. erwerben, wenn er das Kapitel Organologie in einer zweiten Auflage weiter ausgestalten und das vergleichende Moment darin mehr zum Ausdruck bringen würde. Dafür könnte ihm der Abstecher in das Gebiet des Vitalismus gern erlassen werden.

Im speciellen Teil werden charakteristische Repräsentanten aus den meisten Klassen des Tierreiches ausführlich besprochen. Durch Berücksichtigung der neuesten Forschungsergebnisse, sowie durch umfangreiche Eigenuntersuchungen hat der Verf. hier ein Lehr- und Nachschlagebuch von hohem Wert geschaffen; erhöht wird derselbe noch durch zahlreiche, vorzüglich ausgeführte Originalabbildungen, sowie ein umfangreiches Litteraturverzeichnis. P. MORAWITZ (Göttingen).

Korschelt, E. und **Heider, K.**, Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgemeiner Teil, 1. Lieferung. 1. u. 2. Aufl. Mit 318 Abbildungen im Text. Jena, Gustav Fischer, 1902.

Von diesem allbekannten und allgeschätzten Lehrbuch soll eine zweite Auflage erscheinen; zugleich mit ihr erscheint die hier vorliegende 1. Lieferung des allgemeinen Teiles, der allseitig mit großer Freude begrüßt werden muß, da er sich mit Gebieten beschäftigt, die weitgehenden Interesses sicher sind. Es ist natürlich ganz unmöglich, in einem kurzen Referat den reichen Inhalt auszugsweise hier anzugeben. Die Lektüre des Werkes ist so anregend und interessant, daß sie allen Biologen nur dringend empfohlen werden kann. Hier sei nur kurz auf die wichtigsten Abschnitte hingewiesen.

Gleich im Beginn des Buches wird das interessante und bedeutsame Gebiet der experimentellen Entwickelungsgeschichte zusammenhängend so vorzüglich behandelt, wie noch nirgends vorher in einem anderen Werke. Daß hier, wie in dem ganzen allgemeinen Teil, auch die Vertebraten berücksichtigt sind, versteht sich wohl von selbst.

Zunächst wird der Anteil äußerer Einwirkungen auf die Entwickelung, speciell physikalischer und chemischer Reize in ihren verschiedenen Wirkungsweisen ausführlich geschildert, wobei alle in der Litteratur recht zerstreuten Angaben sorglich gesammelt sind.

Im zweiten Kapitel, das „Determinationsproblem“ überschrieben ist, werden alle Fragen, die sich mit der Bestimmung der einzelnen Teile des Embryo für ihr späteres Schicksal beschäftigen, besprochen, an das sich dann inhaltlich eng das nächste Kapitel anschließt, das sich mit der Ermittelung der im Innern wirkenden Entwickelungsfaktoren befaßt. Hierbei finden die Grundprobleme der Embryologie in klarer und prägnanter Darstellung ihre Besprechung, zugleich mit all den Untersuchungen und Experimenten, die an der Lösung dieser Fragen mitgearbeitet haben. So viele überaus wichtige Probleme, die auch für die Zelllehre etc. von größter Bedeutung sind, werden hier besprochen, und in der Auffassung der verschiedenen Autoren vorgeführt, daß nur immer von neuem auf die vorzüglichen Originalausführungen verwiesen sei.

In dem zweiten Abschnitt werden die Geschlechtszellen, ihre Entstehung, Reifung und Vereinigung behandelt; von ihm liegt aber nur ein Teil bisher fertig vor. Zunächst werden die Eier in ihren verschiedenen Erscheinungsformen und mit den mannigfachen Hilfsapparaten etc., die sie umgeben, die Art der Eiablage und die Brutpflege geschildert, woran sich dann die Beschreibung der verschiedenen Arten der Eibildung anschließt. Gerade dieser letztere Vorgang, der durch zahlreiche Abbildungen erläutert wird, bietet viel des Interessanten und zeigt die außerordentliche Mannigfaltigkeit, in der die Eier bei den verschiedenen Tierklassen gebildet werden. In einem Anhang wird die so sehr bemerkenswerte frühzeitige Sonderung der Keimzellen und die Differenzierung des Geschlechtes dargestellt.

Auch bei den männlichen Geschlechtszellen wird zuerst die Morphologie der Spermatozoen und dann die Spermatogenese vorgeführt, wobei namentlich wieder die Vergleichung der allerverschiedensten Tierformen sehr viel Interessantes bietet. Besonders sorgfältig sind z. B. die eigenartigen Bildungen der Spermatophoren u. a. besprochen.

Damit schließt die erste Lieferung, die sicherlich zu dem Ruhme des wertvollen Unternehmens Erhebliches beitragen wird. Wir können uns von den weiteren Fortsetzungen nach diesem Beginn nur das Beste versprechen. E. Kallius (Göttingen).

Ziegler, H. E., Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der niederen Wirbeltiere, in systematischer Reihenfolge und mit Berücksichtigung der experimentellen Embryologie. Mit 327 Abbildungen im Text und einer farbigen Tafel. Jena, Gustav Fischer, 1902.

Dieses Ernst Haeckel gewidmete Buch soll, wie in der Vorrede gesagt wird, eine Lücke ausfüllen, da Lehrbücher für die Entwickelung der wirbellosen Tiere und der höheren Wirbeltiere vorliegen, während das hier behandelte Gebiet in neuerer Zeit keine zusammenfassende Bearbeitung erfuhr. In der That ist in diesem Werke eine kurze kritische Behandlung dieses schwierigen Gebietes geschaffen worden, die die wichtigsten Thatsachen übersichtlich darstellt. Daß besonders auch die Vergleichung der einzelnen Formen berücksichtigt wurde, versteht sich von selbst, denn dadurch erlangen die Einzeluntersuchungen

erst ihren Wert. Auch die experimentelle Embryologie wurde in dankenswerter Weise mit in den Rahmen der Bearbeitung gezogen, ein Gebiet, auf dem ja der Autor selbst ersprießlich mitgearbeitet hat.

In der Absicht, für weitere Kreise zu wirken, hat ZIEGLER neben einer kurzen technischen Anleitung, die natürlich nur allgemeine Anhaltspunkte geben kann, der Erklärung der Fachausdrücke seine volle Aufmerksamkeit zugewendet. Auch einige biologische Fakta werden mitgeteilt.

Nach dem zur Einführung bestimmten Kapitel, in dem die die Entwickelung einleitenden Erscheinungen und die Anlage der Primitivorgane beschrieben werden, beginnt die Aufgabe des Buches mit dem Amphioxus, dessen Embryologie ausführlich besprochen wird. Es folgen die Cyclostomen, besonders Petromyzon und Bdellostoma, deren eigenartige, den Teleostiern ähnliche Entwickelung als eine Konvergenzerscheinung angesehen werden muß, nicht etwa als ein Beweis für seine Verwandtschaft mit jenen Fischen.

Besonders breiten Raum nimmt natürlich die Darstellung der Entwickelung der Selachier ein. Zur Orientierung werden die von BALFOUR aufgestellen Stadien geschildert, und dann folgt die specielle Embryologie von Pristiurus und Torpedo, wobei ZIEGLER natürlich auch auf die Bedeutung dieser Formen für die höheren Wirbeltiere Rücksicht nimmt. Auch der merkwürdigen totalen inäqualen Furchung von Cestracion wird gedacht.

Von den Ganoiden ist Acipenser, Amia und Lepidosteus besprochen.

Nachdem die Erscheinungen der Reifung und Befruchtung der Teleostier im allgemeinen behandelt sind, wird die Entwickelung der Salmoniden genauer vorgeführt, und auch der experimentellen Untersuchungen, die hier in neuerer Zeit angestellt sind, gedacht. Die merkwürdige Metamorphose der Flachfische und die erst jüngst aufgedeckte des Aales wird in einem besonderen Abschnitt besprochen.

Als Uebergang zu den Amphibien spielen die Dipnoer eine wichtige Rolle. Von ihnen wird die Entwickelung von Ceratodus nach den Untersuchungen von SEMON, die von Lepidosiren nach denen von KERR geschildert.

Die bei den Amphibien so eigenartig ausgebildete Eiablage und Brutpflege bildet die biologische Einleitung des nächsten Abschnittes, indem die Urodelen und Anuren speciell vorgeführt werden, nachdem die hier so zahlreich angestellten experimentellen Forschungen kritisch gewürdigt sind. Den Schluß bildet die genaue Beschreibung der verschiedenen Larvenformen.

Die Gymnophionen, die den Uebergang zu den Reptilien vermitteln, bieten eine Fülle von interessanten Thatsachen in ihrem Entwickelungsgange, der erst in neuerer Zeit genau erkannt worden ist.

Die Amnioten werden nur kurz mit zu der Besprechung herangezogen, um zu zeigen, wie die bei niederen Vertebraten gewonnenen Kenntnisse für das Verständnis der komplizierten Vorgänge bei den höheren Tieren wichtig sein können. Natürlich kann man hier keine erschöpfende Darstellung erwarten, da diese sich zugleich mehr mit den Entwickelungsformen der höheren Tiere beschäftigen müßte, die ja

von der Besprechung in diesem Werke ausgeschlossen sind. Die Organogenie ist bei allen Tierformen nur ganz gelegentlich behandelt worden.

Jedem nicht speciell entwickelungsgeschichtlich arbeitenden Biologen wird das Buch ein wichtiges Hilfsmittel zur Orientierung sein, zumal da es auch sehr reichlich mit Abbildungen der Originalwerke und eigenen Figuren des Verfassers versehen ist. Daß die Ausstattung dieses Werkes, wie die des vorhergehenden, eine vorzügliche ist, ist bei dem bekannten Verlage selbstverständlich. E. Kallius (Göttingen).

Bethe, A., Kritisches zur Zell- und Kernteilungstheorie. (Internat. Monatsschr. f. Anat. und Physiol., 1902, Bd. 19, Heft 3/4.)

Der Verf. wendet sich energisch gegen die „mechanische" Auffassung der Zellteilungsvorgänge, gegen die Fadentheorie, die den achromatischen Fäden ziehende oder stemmende, muskelähnliche Funktionen zuschreibt. Folgt man dieser Anschauung, so muß man verlangen, daß die Fäden irgendwo feste Insertionspunkte haben, und daß die Spindel ihre Lage im Zellleibe fest und unverrückbar beibehält. Der ersten Forderung widersprechen die Teilungsvorgänge der Syncytien, der zweiten die Beobachtungen Stahl's und Ziegler's, die eine Lageveränderung der Spindel innerhalb der Zelle nachweisen konnten. Auch das Verschwinden der Polstrahlung und Spindel unter Einwirkung der Kälte (Hertwig) läßt sich nur gegen die Fadentheorie verwerten.

In Uebereinstimmung mit Ziegler sieht der Verf. die achromatischen Fasern als den Ausdruck von Kraftwirkungen an, etwa den magnetischen Kraftlinien oder besser der strahligen Krystallisation in übersättigten Salzlösungen zu vergleichen; jedoch darf man keineswegs so weit gehen wie Fischer, der die Strahlen als Ausdruck einer Fällung des Eiweißes, bedingt durch Austritt chemischer Substanzen aus dem Kern in das Protoplasma, ansieht.

Nach Ansicht des Verf. haben die „mechanischen" (?) Theorieen der Kernteilung keine Berechtigung mehr, während das Feld „dynamischen" (?) Erklärungsversuchen gehört, die den Kernteilungsprozeß auf chemisch-physikalische Eigenschaften von Zelle und Kern zurückführen. Von der Erkenntnis der dabei wirksamen Momente sind wir freilich noch weit entfernt. P. Morawitz (Göttingen).

Korschelt, E., Ueber Regenerations- und Transplantationsversuche an Lumbriciden. (Verhandl. d. Deutsch. Zoolog. Ges. 1898.)

Rabes, O., Ueber Transplantationsversuche an Lumbriciden. (Biolog. Centralbl. Bd. 21, No. 20, 1901.)

Unter Transplantations- oder richtiger Verwachsungsvorgängen versteht man die Vereinigung getrennter Stücke entweder eines und desselben Tieres (autoplastische Versuche) oder verschiedener Individuen derselben Species (homoplastische) oder endlich von Individuen verschiedener Species (heteroplastische).

Während solche Verwachsungsversuche bisher nur an Pflanzen,

niederen Tieren oder Larven angestellt worden sind, untersuchten die Verff. die Vorgänge bei einer relativ hoch organisierten Tierspecies, den Lumbriciden. Infolge der großen Lebenszähigkeit und des guten Heilungsvermögens der Lumbriciden gelingen die mannigfaltigsten auto- und homoplastischen Verwachsungen sehr gut, so daß die Tiere oft jahrelang am Leben erhalten werden können. Neben Versuchen, die durch Zusammensetzung eines oralen und aboralen Teilstückes einen im ganzen normalen Wurm ergeben, beschreiben die Verff. noch die dauernde Vereinigung zweier ungleichnamiger Pole, die Einheilung eines Mittelstückes, die seitliche Einpflanzung von Teilstücken eines Wurmes in einen anderen und zahlreiche andere Modifikationen, auf die hier nicht näher eingegangen werden kann. Bei Vereinigung von Teilstücken verschiedener Species behält jedes Teilstück seinen Speciescharakter bei, doch sind diese Verbindungen meist nicht dauernd, da sich die Teilstücke nach einiger Zeit genau an der Verwachsungsstelle wieder voneinander trennen. Interessant ist, daß kleine Hautstücke, auf ein Tier, einer anderen Species übertragen ihr Pigment beibehalten, im Gegensatz zu dem Verhalten, wie es bei Transplantationen menschlicher Haut auf Individuen anders pigmentierter Rassen beobachtet wird.

Die Vereinigung der lebenswichtigen Organe erfolgt meist sehr schnell. Sind die Teilstücke zu einander um 90° gedreht, so findet eine bajonettförmige Verwachsung der Blutgefäß- und Bauchmarkenden statt, bei einer Drehung von 180° bleibt die Vereinigung der Bauchmarkenden aus, während das Rücken- mit dem Bauchgefäß verwächst.

Besonders bemerkenswert gestalten sich die Verhältnisse der Reizleitung bei Vereinigung zweier Hinterenden. In solchen Fällen konnte der Reiz entweder von jedem der beiden Enden zum anderen Ende geleitet werden, oder aber nur von dem einen zum anderen Ende, nicht aber in umgekehrter Richtung. Eine sichere Erklärung dieser Erscheinung vermochte die anatomische Untersuchung nicht zu geben, jedenfalls sind aber die Leydig'schen Fasern an diesen Vorgängen nicht beteiligt. Wahrscheinlich handelt es sich hierbei wohl um weitgehende Einwachsungen der Nervenfasern des einen Bauchmarkstumpfes in den anderen. P. Morawitz (Göttingen).

Lenhossék, M. v., Das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen. Mit 2 Abbildungen im Text. Jena (Gustav Fischer) 1903. 99 pp.

Das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen beschäftigt, wie der Verf. in der Einleitung betont, wegen der gleich großen theoretischen wie praktischen Bedeutung, die ihm zukommt, den menschlichen Geist seit den ältesten Zeiten. Eigentlich wissenschaftlich aber wurde es erst im 19. Jahrhundert bearbeitet, als sich seiner zunächst die Statistik bemächtigte und eine Lösung desselben mit ihren Mitteln anzubahnen versuchte. Allein alle die zahllosen diesbezüglich aus statistischen Tabellen abgeleiteten Theorien und Hypothesen ruhen auf sehr schwankender Grundlage, und selbst die Hofacker-Sadler'sche Lehre von dem Einflusse des absoluten und relativen Alters der Erzeuger auf das Ge-

schlecht der Nachkommenschaft, die lange für ganz sicher begründet galt, ist in neuerer Zeit widerlegt worden, so daß der Verf. sich der Ansicht des Statistikers Stieda anschließt, „daß die Statistiker dieses Gebiet den Physiologen allein werden überlassen müssen".

Und thatsächlich hat die Biologie in der relativ kurzen Zeit, in welcher sie sich mit diesem Problem befaßt, ungleich zuverlässigere und bedeutungsvollere Resultate erzielt, als die Statistik in fast 100-jähriger Arbeit. — Unter den hierher zu zählenden Thatsachen ist von grundlegender Bedeutung die von Korschelt gemachte Beobachtung, daß das Weibchen des zu den Strudelwürmern gehörigen Dinophilus apatris zweierlei Arten von Eiern bildet, große, aus denen die weiblichen, und kleine, aus denen die männlichen Individuen entstehen. Diesen Fall nun, in welchem zweifellos das Geschlecht der Nachkommenschaft in dem noch unbefruchteten Ei vorher bestimmt ist, nimmt der Verf. zum Ausgangspunkte seiner Betrachtungen, und von der „vorgefaßten Meinung" ausgehend, daß dies ein ganz allgemein im Bereiche der Organismen giltiges Gesetz darstelle, prüft er nun, inwieweit die sonstigen diesbezüglich bekannten Thatsachen diese Anschauung bestätigen oder mit ihr im Widerspruch stehen.

Die völlige Unabhängigkeit von dem Einflusse der männlichen Keimstoffe beweisen zunächst jene Fälle von Parthenogenese, bei denen sich aus unbefruchteten Eiern sowohl Männchen wie Weibchen entwickeln. Einen scheinbaren Gegenbeweis aber bilden die Bienen und einige Wespenarten, bei denen aus den unbefruchteten Eiern nur Männchen und aus den befruchteten nur Weibchen hervorgehen. Allein der Verf. hält den aus dieser Beobachtung ganz allgemein gezogenen Schluß, daß demgemäß das Geschlecht von dem Eintritt oder dem Unterbleiben der Befruchtung abhänge, nicht für einwandfrei, da noch die Auffassung möglich ist, daß von den schon vorher geschlechtlich differenzierten Eiern die weiblichen zu ihrer Entwickelung der Befruchtung bedürfen, die männlichen hingegen nicht, vielleicht sogar durch das Hinzutreten des Samens in ihrer Entwickelungsfähigkeit gehemmt würden, und daß die Königin je nach dem Charakter des Eies den Austritt der Samenfäden aus ihrem Receptaculum seminis gestatte oder verhindere. — So sympathisch einem diese Anschauung auch im Interesse einer einheitlichen Auffassung der geschlechtsbestimmenden Ursachen sein mag, so muß man doch zugeben, daß sie etwas gesucht erscheint und jedenfalls der experimentellen Nachprüfung bedarf, die vielleicht durch künstliche Befruchtung von Drohneneiern zu geben wäre.

Bezüglich der Wirbeltiere sind wichtig die Untersuchungen, die Pflüger über die Geschlechtsverhältnisse der Frösche angestellt hat, und die sowohl die Unrichtigkeit der Born'schen Theorie von dem Einflusse der Samenkonzentration auf die Geschlechtsdifferenzierung, wie die völlige Unabhängigkeit derselben von den äußeren Entwickelungsbedingungen und vor allem von der Ernährung darthat, lauter Beobachtungen, die mit der Ansicht des Verf. bestens im Einklange stehen. — Am beweisendsten aber für die Richtigkeit derselben sind die beim Menschen selbst gewonnenen Erfahrungen, nämlich die Beobachtung der Zwillingsgeburten, die uns lehrt, daß eineiige Zwillinge

ausnahmslos gleichgeschlechtig, zweieiige aber bald gleichen, bald verschiedenen Geschlechtes sind, Thatsachen, die wohl kaum in anderem Sinne gedeutet werden können, als daß das Geschlecht des sich entwickelnden Individuums schon in dem Ei — zum mindesten im befruchteten, per analogiam nach dem früher Erwähnten zu schließen, wahrscheinlich schon im unbefruchteten — vorher bestimmt ist. — Daraus ergiebt sich auch die Unrichtigkeit der immer wiederkehrenden Behauptung von der angeblichen „Geschlechtsdifferenzierung" des Embryo aus einem geschlechtlich indifferenten oder gar hermaphroditischen Zustande, eine Anschauung, die der Verf. auch auf Grundlage der anatomischen und entwickelungsgeschichtlichen Thatsachen eingehend zu widerlegen sucht.

Weitere Beweise für die Unabhängigkeit der Geschlechtsentwickelung von Einflüssen des mütterlichen Organismus sowohl, wie denen der äußeren Bedingungen bietet die im Tierreich so weit verbreitete Erscheinung der äußeren (außerhalb des Organimus stattfindenden) Befruchtung, sowie die Entwickelung des Hühnereies, deren erste Stadien allerdings noch im mütterlichen Körper vor sich gehen. — Wie weitgehend überhaupt die Unabhängigkeit der Eientwickelung von nach der Befruchtung eintretenden Aenderungen der Lebensbedingungen auch bei Säugetieren, selbst in Bezug auf die verhältnismäßig variablen Rassencharaktere ist, zeigt sich am schlagendsten in den glanzvollen Experimenten von Heape, der aus dem Eileiter eines befruchteten Kaninchens die Eier vor ihrer Festsetzung entnahm, und in den Eileiter eines gleichfalls befruchteten Kaninchens einer sehr verschiedenen Varietät überpflanzte. Die in letzterem sich entwickelnden Jungen, die teilweise den Eiern desselben, teilweise aber denen des andersartigen Kaninchens entsprossen, zeigten ganz deutlich die entsprechenden Charaktere ihrer Stammrasse.

Da nun auch die sonst noch bekannt gewordenen Versuche über einen Einfluß der Ernährung auf die Geschlechtsbestimmung des Eies in neuerer Zeit sämtlich widerlegt wurden, so erscheint die Annahme, daß ganz allgemein das Geschlecht im Ei vorher bestimmt sei, hinlänglich begründet, und der Verf. glaubt, daß diese geschlechtliche Differenzierung schon auf die erste Entwickelung der Geschlechtszellen in der Keimdrüsenanlage zurückdatiere.

Aus dieser Auffassung der Verhältnisse ergiebt sich nun keineswegs der Schluß, zu dem man sich leicht verleitet fühlen könnte, daß bei dieser Sachlage das jeweilige Geschlechtsverhältnis einer jeden Rasse eine unvariable Größe darstelle, oder wenigstens durch künstliche Aenderungen der Lebensbedingungen nicht beeinflußbar sei. Denn wenn auch, wie aus dem Vorangehenden sich ergiebt, eine solche Einflußnahme auf das Ei oder den sich entwickelnden Keim nicht mehr möglich ist, so ist es deshalb doch sehr wohl denkbar, daß durch äußere Einflüsse, vor allem durch eine Aenderung der Ernährungsverhältnisse, auf den mütterlichen Organismus in dem Sinne eingewirkt werden könne, daß er in überwiegendem Maße oder gar ausschließlich bloß Eier des

einen Geschlechtes zur Entwickelung und Ausreifung bringe.

Und thatsächlich haben die Untersuchungen von KYBER, LEYDIG, WEISMANN, NUSSBAUM, MAUPAS u. a. m. die Möglichkeit einer derartigen Beeinflussung sicher festgestellt, indem Versuche mit verschiedenen Gattungen von Aphiden, Daphniden und Rotatorien zu dem übereinstimmenden merkwürdigen Resultate führten, daß reichliche Ernährung das Auftreten weiblicher, schlechte Ernährung hingegen (sei es direkt, sei es indirekt durch Aenderung der Temperatur oder anderer Lebensbedingungen) die ausschließliche Produktion von männlichen Individuen veranlaßte, die man daher geradezu als „Hungergeneration“ bezeichnet hat.

Eine ganz analoge Beeinflussung des Geschlechtsverhältnisses durch Ernährung, allerdings nur in viel bescheideneren Grenzen, ist von WILCKENS für die Haussäugetiere und von dem Gynäkologen PLOSS auch für den Menschen behauptet worden. Allein diese Angaben stützen sich teils auf ungenügende statistische Daten, teils sind sie, namentlich die von PLOSS, nur sehr hypothetische Deutungen von Variationen des Geschlechtsverhältnisses, die sich, wie der Verf. in sehr überzeugender Weise darthut, viel einfacher und ungezwungener durch die größere oder geringere Zahl von Aborten und Totgeburten erklären, die in ganz bestimmter Weise die Verhältniszahlen der Geschlechter beeinflussen. Es ist also ein abschließendes Urteil über diese Frage bis jetzt nicht möglich.

Was nun zum Schluß noch die SCHENK'sche Theorie betrifft, die in neuester Zeit so großes Aufsehen erregte, so ist die völlige Haltlosigkeit derselben durch nichts überzeugender erwiesen, als durch die vollständige Umgestaltung und Umkehrung, die sie im Verlaufe von 3 Jahren in den Händen des Autors selbst erfuhr, der in seiner zweiten Publikation seine Lehren zum Teil auf ganz entgegengesetzten Hypothesen fundierte wie in der ersten.

Mit dem Hinweis auf die wichtigen Ergebnisse, die die biologische Forschung bereits gezeitigt hat und die den Beweis geliefert haben, daß auch dieses Gebiet unserer Erkenntnis keineswegs unzugänglich ist, schließt der Verf. seine Arbeit, die wegen der Reichhaltigkeit und Uebersichtlichkeit des gesammelten Materials nicht minder wie wegen der klaren und in jeder Beziehung vollendeten Darstellung einem jeden willkommen sein wird, der sich für dieses Problem interessiert und zugleich den Weg weist, auf dem eine weitere fruchtbare Erforschung desselben sich bewegen muß. H. WINTERSTEIN (Prag).

Jäkel, O., Ueber verschiedene Wege phylogenetischer Entwickelung. (Sonderabdruck aus den Verhandlungen des V. Internationalen Zoologenkongresses zu Berlin 1901. Jena 1902. 60 pp., 28 Textfig.)

Nachdem das vergangene Jahrhundert den Nachweis erbracht hat, daß biogenetische Beziehungen zwischen den einzelnen Arten bestehen, wendet die Forschung sich jetzt der Frage nach dem Wie? der Entstehung von Formen zu.

Zur Klärung der Fragen, die er für grundlegend in dieser Sache ansieht, zieht der Verf. eine Reihe interessanter Beispiele an, die hauptsächlich dem Studium der Echinodermen entnommen sind. Auch die Wirbeltiere finden Verwendung. Drei Hauptpunkte sind es, auf die Jäkel besonderen Wert legt: Zunächst ist es die Bedeutung individueller sprungweiser Variationen (Mutationen nach de Vries) für die Bildung neuer Formen. Der Verf. glaubt, daß der scharfe Unterschied, den de Vries zwischen Variation und „Mutation" macht, thatsächlich nicht vorhanden ist. Bemerkenswert ist es, daß Jäkel in dem Schema, welches seine Anschauungen über die individuelle Variationsbreite erläutert, als Verbindungsglied zwischen der Variation „innerhalb der normalen Variationsbreite" einerseits und die vorgesprungenen Abweichungen, die zur Bildung eines neuen Korrelationsverhältnisses führen (Mutation, Metakinese), andererseits, die Anomalien und pathologischen Aberranzen setzt, deren Wesen ja darin besteht, daß eine hervorspringende Abweichung die morphogenetisch gefestigten Korrelationsgrenzen überschreitet, ohne daß die Korrelationsverhältnisse des ganzen Organismus geändert werden.

Der zweite Punkt ist die Scheidung, die Jäkel zwischen der Frage der Artbildung und der Bildung morphologischer Formen macht. Bisher hat man die systematischen Kategorien in eine Reihe geordnet (Art, Gattung, Familie, Ordnung, Klasse) und jede in dieser Reihenfolge als Durchgangsstadium für die Entstehung der höheren betrachtet. Diesen Anschauungen gegenüber weist der Verf. darauf hin, daß die Artbildung ganz unabhängig von morphologischen Differenzierungsprozessen erfolgen kann, daß ihr Wesen in dem Kreuzungsausgleich liegt, und die specifischen Charaktere, die durch den Kreuzungsausgleich summiert werden, im allgemeinen in der Summierungsrichtung nicht zu den morphologischen Kennzeichen führen, die wir zur Begründung höherer systematischer Einheiten für unerläßlich halten.

Endlich betont der Verf. die Bedeutung der Jugendzustände einer Form für die Entwickelung neuer Formen und Formenreihen. Infolge der größeren Plastizität, die die noch nicht so hoch differenzierten Gewebe der Jugendformen auszeichnet, ist es für sie leichter, sich an veränderte Bedingungen anzupassen und so den Ausgangspunkt neuer Formen abzugeben.

Mag man mit Jäkel's Ausführungen im einzelnen übereinstimmen oder nicht, eins ist es, was jeden physiologisch denkenden Naturforscher erfreuen wird: das Bestreben, sich von der Auffassung der Organismen als starre tote Formen, wie sie in der Systematik und Morphologie leider noch immer dominiert, loszumachen und in den toten Objekten der Paläontologie nur die Reste von Wesen zu sehen, die den großen Gesetzen des Stoffwechsels, Formwechsels und Energiewechsels unterworfen waren. Mit Jäkel's Worten: „Indem wir zum Fundamentalsatz erheben, daß die Form der Ausdruck ihrer Funktionen ist, wobei Form sowohl wie Funktionen im phylogenetischen Strome zu betrachten sind, dann erst kommt Leben in die starre Form und die Beurteilung ihrer Aenderungen."

A. Pütter (Breslau).

Hofmeister, F., Ueber den Bau des Eiweißmoleküls. (Gesellschaft deutscher Naturforscher und Aerzte. Verhandlungen 1902, Karlsbad. Allgemeiner Teil, p. 1—20. Auch erschienen in der naturwissenschaftlichen Rundschau.)

Hofmeister hat das Wagnis unternommen, eines der schwierigsten Probleme der gesamten Chemie zum Gegenstand eines Vortrages in der allgemeinen Sitzung der Naturforscherversammlung zu machen. Trotzdem dadurch der Vortrag einen mehr populären Charakter gewonnen hat, bietet derselbe doch auch demjenigen, welcher nicht homo novus auf dem Gebiete der Eiweißchemie ist, eine Fülle von Anregungen. Der mehr spekulative Charakter des Vortrages ist zum Teil darauf zurückzuführen, daß naturgemäß detaillierte Begründungen fortfallen mußten, zum Teil aber in der Art des Vortragsobjektes begründet, dessen Proteusnatur vorläufig zum Theoretisieren zwingt.

Ausgehend von der Thatsache, daß durch die Möglichkeit reines krystallinisches Eiweiß (Ovalbumin, Serumalbumin, Edestin) in reichlichen Mengen zu gewinnen, eine Sicherung der Ergebnisse der Eiweißchemie in gleichem Maße wie bei anderen gut charakterisierten chemischen Stoffen gestattet ist, werden im ersten Teil des Vortrages die bisherigen Resultate bei tiefgreifender Spaltung des Eiweißmoleküls (sei es durch Fermente, sei es durch chemische Agentien) skizziert.

Die Spaltungsprodukte gehören 1) der Fettreihe, 2) der aromatischen Reihe, 3) der heterocyklischen Reihe an. Sie sind fast alle stickstoffhaltig; erst in neuerer Zeit sind einige stickstofffreie Spaltungsprodukte beobachtet (Thiomilchsäure, Aethylsulfid, Hexosen). Die Vervollkommnung der Darstellungsmethoden läßt erwarten, daß die Zahl der Eiweißspaltungsprodukte noch weiter vermehrt werden wird. Hat doch die von E. Fischer eingeführte Methode der Veresterung mit einem Schlage eine ganze Reihe neuer solcher Bestandteile kennen gelehrt. Es wäre nun nicht richtig, anzunehmen, daß in jedem Eiweißkörper sämtliche Spaltungsprodukte als Kerne auftreten. So fehlt einzelnen (Caseïn, Edestin) die Kolehydratgruppe, anderen fehlen andere Kerne. Auch ist die Zahl der gleichartigen Kerne (z. B. die Leucin liefernden), die in einem Molekül mit zahlreichen anderen Kernen vereinigt sind, bei den verschiedenartigen Eiweißstoffen sehr verschieden. Bei manchen Eiweißkörpern erhält man den Eindruck, daß etwa 10—20 Leucinkerne auf einen Tyrosin-, Cysteïn-, Tryptophankern entfallen. Wenn einmal die quantitativen Bestimmungen der einzelnen Kerne genügende Schärfe erreicht haben werden, kann es geschehen, daß man die Konstitution eines bestimmten Eiweißkörpers summarisch durch die Zahl der darin enthaltenen Leucin-, Tyrosin-, Cysteïn-, Glutaminsäurekerne etc. angeben wird.

Da das Molekulargewicht ein sehr hohes ist, für das Hämoglobin ergiebt sich mit einer „an Gewißheit grenzenden Wahrscheinlichkeit die enorme Zahl von rund 16000—17000", da ferner das durchschnittliche Molekulargewicht der bisher bekannten einfachen Eiweißspaltungsprodukte 135 beträgt, so ergiebt eine einfache Berechnung, daß auf ein Gesamtmolekül von 15000 etwa 125 Kerne von obiger Durchschnittsgröße entfallen. Diesen grandiosen Verhältnissen gegenüber erscheint

es als Trost, daß die Gleichartigkeit der aus den verschiedenen Eiweißstoffen entstehenden Albumosen und Peptone für eine Homologie im Bau der Eiweißstoffe spricht, die das Unternehmen, ihre Konstitution endgiltig aufzuklären, weniger hoffnungslos erscheinen läßt. Bevor an diese gewaltige Aufgabe herangetreten werden kann, muß zunächst die Frage erledigt sein, wie die als Spaltungsprodukte erhaltenen Körper mit einander zu binären oder ternären Komplexen verknüpft sind. Hiermit beschäftigt sich der zweite Teil des Vortrages.

Da die Aminosäuren $^2/_3$—$^3/_4$ des Eiweißmoleküls ausmachen, also den Grundstock des Eiweißmoleküls bilden, kommt in erster Linie die Verknüpfung derselben unter sich in Betracht. Hofmeister erörtert nun die verschiedenen Möglichkeiten, wie je 2 Amidosäuren, z. B. Leucin und Asparaginsäure, mit einander verkuppelt werden können. Die entstehenden binären Produkte müßten 1) eine hydrolytische Aufspaltung gestatten, 2) keine stärkere Acidität oder Alkalescenz besitzen. Unter Berücksichtigung dieser aus der Natur der Eiweißstoffe sich ergebenden Bedingungen bleiben 3 Möglichkeiten: 1) Eine Verbindung unter Bildung einer zusammenhängenden Kohlenstoffkette (Bindungsweise C—C). 2) Verknüpfung durch ein O-Atom (C—O—C). 3) Verknüpfung durch ein N-Atom (C—N—C).

Hofmeister führt nun eine ganze Reihe von Gründen an, die ihn dazu bewegen, die unter 3) erwähnte Bindungsmöglichkeit als die in den Eiweißstoffen verwirklichte anzusehen; folgende Formel diene als Beispiel:

```
  COOH
   |
  HC—NH . CO
   |       .
  C4H9    CH2
           .
          CHNH2
           |
          COOH
(Leucin) (Asparaginsäure).
```

Als solche Gründe werden angeführt: das Verhalten gegenüber salpetriger Säure, die Verstärkung der Biuretreaktion bei hydrolytischer Spaltung der Eiweißstoffe, die Eigenschaften einiger schon bekannter ähnlich verknüpfter binärer Verbindungen, das Vorkommen ähnlicher Synthesen im intermediären Stoffwechsel (Hippursäuresynthese), die leichte hydrolytische Aufspaltbarkeit der Hippursäure, das thatsächliche Vorkommen ähnlich verknüpfter Spaltungsprodukte (Leucinimid, Arginin).

Mit einem Hinweis auf die bei Annahme des Eiweißaufbaues im angegebenen Sinne bestehende Möglichkeit, eine Anzahl von intermediären Stoffwechselvorgängen (z. B. Oxalsäurebildung) zu erklären, schließt der Vortrag, der für manche Arbeiten befruchtende Anregung bringen wird.

Fr. N. Schulz (Jena).

Referate.

Friedenthal, Hans, Ueber die Stellung der Physiologie innerhalb des Gesamtgebietes der Naturwissenschaften. (Biol. Centralbl., Bd. 21, 1901.)

FRIEDENTHAL weist auf die Schwankungen hin, denen die Umgrenzung der Physiologie im Laufe ihrer Entwickelung unterworfen war. Von JOHANNES MÜLLER's und BURDACH's universeller Auffassung der Physiologie, die nicht nur die gesamten Naturwissenschaften, sondern auch Theologie, Philosophie und Psychologie umspannte, wurde die Physiologie nach einer für sie vorteilhaften Abtrennung der sogenannten „Geisteswissenschaften" zu einer auf die Organismen angewandten Physik und Chemie. Diese Wandlung wurde wesentlich durch die erfolgreichen Forschungen von EMIL DU BOIS-REYMOND, CARL LUDWIG, HELMHOLTZ und BRÜCKE herbeigeführt. Während Anatomie, Entwickelungsgeschichte, Zoologie und Botanik durch DARWIN's Lehren neu befruchtet untereinander enger verknüpft einem einheitlichen großen Ziele zustrebten, trennten sich diese Wissenschaften immer mehr und mehr von der Physiologie, welche immer enger mit der Medizin sich verband, die selbst wiederum zur angewandten Physiologie sich umgestaltete. Beide Wissenschaften zogen aus dieser Verschwisterung bedeutenden Vorteil; dabei wurden aber auch die Physik und Chemie durch die Arbeiten von Physiologen in wesentlichen Punkten gefördert.

Nunmehr sind aber die früheren morphologischen Disziplinen, Anatomie, Zoologie, Entwickelungsgeschichte und Botanik wieder zur physiologischen Forschungsmethode zurückgekehrt und haben Ergebnisse geliefert, die in ihrer Reichhaltigkeit zum mindesten denen der Organphysiologie der höheren Tiere und des Menschen, als welche die Physiologie der verflossenen Dezennien fast ausschließlich betrieben wurde, gleichgestellt werden müssen. So entstanden und entstehen noch heute neue Specialdisziplinen, welche eigentlich von der speciellen Physiologie zu einem einheitlichen Ganzen verarbeitet werden sollen. Der Umfang dieser Einzelgebiete ist aber so groß, daß eine Uebersicht über ihre Gesamtleistungen immer schwerer wird, zumal zum Verständnis wichtiger neuer Forschungsergebnisse auch die Kenntnis neuer Hilfsdisziplinen für den Physiologen notwendig wird. So setzt die für den Physiologen so wichtige physikalische Chemie eine Vertrautheit mit

der höheren Mathematik voraus. Um allen Anforderungen, welche dieses weite Forschungsgebiet an einen auf der Höhe stehenden Physiologen stellt, gerecht zu werden, empfiehlt FRIEDENTHAL die Trennung der Physiologie von der praktischen Medizin, anstatt der medizinischen Vorbildung eine allgemein naturwissenschaftliche. Schließlich wird noch kurz des Neovitalismus gedacht, der als ein Feind der Physiologie in das Bereich der Philosophie verwiesen wird. Die Physiologie darf sich nicht in der Verfolgung von Einzelproblemen verlieren, sondern sie muß, diese den Specialdisziplinen überlassend, ihr Augenmerk auf die Erforschung der allen Lebewesen gemeinsamen Eigenschaften und Erscheinungen richten. Also allgemeine Physiologie! Dann wird ihr wiederum die centrale und führende Stellung unter den Naturwissenschaften zukommen. So weit FRIEDENTHAL!

Ob aber allgemeine Physiologie ohne gründliche medizinische und philsophische, insbesondere erkenntnistheoretische Vorbildung erfolgreich getrieben werden kann, muß sehr zweifelhaft erscheinen. Der Physiologe ist aber nicht nur Forscher, er ist vor allem Lehrer künftiger Aerzte, da die Physiologie nach wie vor ein Grundpfeiler des medizinischen Unterrichtes ist und bleiben muß; und dieser Aufgabe kann nur ein vollständig medizinisch durchgebildeter Physiologe gerecht werden. Der Mediziner hat genügend Gelegenheit, sich eine allgemein naturwissenschaftliche Bildung zu erwerben, wenn er nur selbst will. Die allgemeine Grundlage, auf der erfolgreich weiter aufgebaut werden kann, bietet der medizinische Studiengang wie kein zweiter; nur darf man nicht erwarten, daß nach Ablauf eines zehnsemestrigen Studiums ein fertiger Physiologe dastehen soll. Das würde auch dann nicht möglich sein, wenn man ein speciell physiologisches Fachstudium im Sinne FRIEDENTHAL's reglementieren wollte. Ein vorgeschriebener Bildungsgang für den Fachphysiologen ist niemals nötig und eine Loslösung der Physiologie von der Medizin wäre ihr nach keiner Richtung hin förderlich. R. F. FUCHS (Erlangen).

Mareš, F., Das Energieprinzip und die energetische Betrachtungsweise in der Physiologie. (Biol. Centralbl., Bd. 22, 1902.)

MAREŠ hat sich die Aufgabe gestellt, die Grundlagen der energetischen Betrachtungsweise in ihrer Anwendung auf die Physiologie zu prüfen, eine Aufgabe, welche der Autor in einer sehr anregenden Weise gelöst hat. Zuerst wird die Gültigkeit des von ROBERT MAYER für die anorganische Welt bewiesenen energetischen Erhaltungsprinzipes für die Physiologie untersucht. Dabei zeigt sich, daß sein Nachweis in der Physiologie durch exakte Versuche noch nicht erbracht worden ist; trotz der scheinbar exakten Versuche ist das Prinzip der Erhaltung der Kraft für die Biologie nur eine axiomatische Wahrheit geblieben. Die bisher aufgestellten Bilanzen, in welchen aus dem Stoffwechsel der Eneriewechsel berechnet wird, erweisen sich aus mehrfachen Gründen als unzureichend. Vor allem hängen Sauerstoffverbrauch und Kohlensäurebildung nicht direkt zusammen, sondern beide Prozesse besitzen eine gewisse Unabhängigkeit voneinander, wie ROSENTHAL

durch seine exakten Versuche endgültig bewiesen hat. Es ist deshalb der respiratorische Quotient kein absoluter Indikator für die im Organismus zersetzten Energiequellen, wofür außer den ROSENTHAL'schen Versuchen auch solche aus dem MAREŠ'schen Laboratorium, sowie die von ATHANASIU und PEMBREY ausgeführten sprechen. Auch das im Tierkörper durch Verbrennung entstandene Wasser läßt sich nicht exakt bestimmen, weil man den wechselnden Wassergehalt des gesamten Tierkörpers nicht ermitteln kann. Deshalb sind die Beziehungen der Größe des respiratorischen Quotienten zur Wasserbildung unbeweisbare Hypothesen. Ebensowenig können wir etwas Bestimmtes über die Verwendung des O_2 und der Nahrungsstoffe im Körper aussagen. Bei bloßer Berücksichtigung der Anfangs- und Endstoffe kann man wohl hypothetisch sagen, daß sich der O_2 mit den Nahrungsstoffen verbindet, wobei CO_2 und H_2O entstehen. Daraus folgt aber nicht, daß diese direkte Oxydation eine sichere Thatsache ist, weil durch die Anfangs- und Endstoffe weder der Verlauf noch die Art und Weise der stattgehabten Umsetzungen charakterisiert werden kann. So hat man, um die in manchen Zuständen beobachteten ungewöhnlich niedrigen respiratorischen Quotienten zu erklären, bereits zu der Hilfshypothese einer direkten Kohlenhydratbildung aus Fett Zuflucht nehmen müssen. Damit wird eigentlich nur ausgedrückt, daß im Organismus O-reichere Verbindungen entstehen können, welche im Körper zurückbehalten werden, also eine Art von Sauerstoffspeicherung stattfindet.

Derartige Betrachtungen sind auch bei energetischen Stoffwechselbilanzen zulässig, weil der energetische Wert einer Stoffumwandlung auch nur durch den Anfangs- und Endzustand bestimmt ist, unabhängig von der Art und Weise ihres Verlaufes. Es wäre ein Irrtum, dadurch einen bestimmten Verlauf und die Art der Stoffumwandlung kennzeichnen zu können, wie es etwa durch die üblichen Verbrennungsformelgleichungen geschieht. Viele Autoren glaubten zwar aus dem Stoffwechsel den Energiewechsel ohne weiteres berechnen zu können, während ROSENTHAL in richtiger Erkenntnis der thatsächlich bestehenden Verhältnisse durch seine vergleichenden respirometrisch-kalorimetrischen Versuche erst eine sichere Grundlage zur Vergleichung des Stoffwechsels mit dem Energiewechsel zu schaffen bemüht war. Zu den Forschern, welche die Giltigkeit des Energieerhaltungsgesetzes für den Tierkörper direkt beweisen wollen, ist in erster Linie RUBNER zu zählen. Die RUBNER'schen Bilanzen stimmen in der That vollkommen und damit schien nun wirklich das MAYER'sche Gesetz auch für den lebenden Tierkörper bewiesen, ebenso RUBNER's Ansicht, das Leben sei ein Verbrennungsprozeß. Vorerst kehrt sich MAREŠ gegen den letztgenannten Schluß RUBNER's, weil eine Energiebilanz eine solche Thatsache gar nicht beweisen kann, da sie nichts über die Stoffumwandlungen aussagt, die zwischen Ausgangs- und Endzustand liegen und die im vorliegenden Falle das Leben selbst ausmachen. Das Stimmen der Gleichungen RUBNER's ist umsoweniger beweisend, zumal als LAULANIÉ's auf ganz anderen Grundlagen als den RUBNER'schen fußende Gleichungen gleichfalls stimmen. Die bisher geäußerten Anschauungen über die Stoffumwandlungen können deshalb im besten Falle nur als ganz unverbindlich hinzunehmende

Bilder gelten. Wie steht es nun mit dem Beweis des Energieerhaltungsprinzipes auf Grund derartiger Bilanzen? Hervorragende Forscher (Cl. Bernard, Pflüger, Pfeffer u. a.) haben diesen Beweis als ungenügend angesehen. Mareš erkennt das Mayer'sche Prinzip für das Tier in seiner allgemeinsten Form an, wonach alle vom Tiere aufgewendete Energie ihm in letzter Linie in der Form der chemischen Energie seiner Nahrungsstoffe zugeführt wird. Zur Berechnung des Energiewechsels muß aber die direkte Verwendung der Nahrungsstoffe vorausgesetzt werden, d. h. daß die vom Tiere abgegebene Energie unmittelbar aus der Zersetzung seiner Nahrungsstoffe herrührt. Es fragt sich nur, ob die von Rubner vertretenen Anschauungen für einen willkürlich abgegrenzten Zeitraum des tierischen Lebens gelten. Um die Energieausgabe aus dem Stoffumsatz zu berechnen, dürfte im Organismus zwischen dem Austritt der Energie aus den Nahrungsstoffen und der vom Körper abgegebenen Wärme keine zeitliche Differenz liegen, es müßten Stoffumsatz und Wärmeabgabe wie bei einem physikalischen Kalorimeter zeitlich zusammenfallen. Ferner müßte auch noch eine Methode gefunden werden, um durch die Feststellung des Stoffverbrauches ein wirkliches Bild des Zersetzten zu gewinnen. Zur Erfüllung der letzten Bedingung genügt nach Rubner die Bestimmung der C- und N-Ausscheidung und die genaueste Messung der vom Tiere produzierten Wärme. Den O_2-Verbrauch bestimmt er aber nicht, weshalb er auch den Anteil der Kohlenhydrate an der Stoffumsetzung nicht feststellen kann. Laulanié hat gerade die von Rubner als unwesentlich vernachlässigten Faktoren untersucht und darauf seine Berechnung gegründet, die mit den kalorimetrischen Versuchen ebenfalls genau stimmen. Gleichgiltig, welche der beiden Anschauungen richtig ist, beide basieren auf dem Atmungswechsel; bei Rubner ist es die ausgeschiedene CO_2, bei Laulanié der aufgenommene O_2, welche der Berechnung zu Grunde liegen. Dabei wird eine direkte Beziehung des Atmungsgaswechsels zum Stoffumsatz vorausgesetzt, durch welchen die Wärme frei wird. Daß aber eine strenge Beziehung zwischen Atmungsgaswechsel und Wärmeproduktion nicht besteht, hat wiederum Rosenthal durch seine sehr sorgfältigen Versuche gezeigt; insbesondere geht daraus hervor, daß man aus der CO_2-Ausscheidung keinen Schluß auf die Wärmeproduktion und umgekehrt ziehen darf. Die Veränderungen des N und C im Harne, auf welche Rubner so viel Wert legt, gestatten keinen Schluß, wie viel von diesen Ausgaben auf die Zersetzung der einzelnen Substanzen zu rechnen ist. Ueberhaupt müßte man, wie Mareš sagt, um aus den respiratorischen Ausscheidungen die Wärmeproduktion zu berechnen, aus dem Tiere ein konstantes chemisches Gebilde machen, was es eigentlich, d. h. physiologisch nicht ist. Man kann sich ebensogut vorstellen, daß CO_2-Bildung im Tierkörper bei thermisch indifferenten oder sogar endothermischen Stoffumwandlungen erfolgen kann, als auch daß im Tierkörper Wärmeentwickelung ohne CO_2-Produktion stattfindet. Namentlich die Muskelversuche lassen eine solche Vorstellung zu, denn nach den Versuchen von Minot und Fletcher muß es eine offene Frage bleiben, wo und wie die CO_2 entsteht, welche im Blute und in den Atmungsausscheidungen

während der Muskelthätigkeit konstant vermehrt erscheint. Also weder CO_2-Ausscheidung und -Bildung, noch die Wärmebildung stehen in einem direkten Verhältnis zu einander. Ebensowenig geht die O_2-Aufnahme mit der Wärmebildung parallel, wie LAULANIÉ voraussetzt, denn abgesehen von den direkten Bestimmungen dieser Verhältnisse durch ROSENTHAL ist nach den Versuchen von HERMANN und PFLÜGER die Wärme entwickelnde Muskelthätigkeit von der gleichzeitigen O_2-Aufnahme in weiten Grenzen unabhängig. Die Berechnung der Wärmeproduktion aus dem Atmungsgaswechsel reicht demnach zu exakten thermochemischen Gleichungen nicht aus.

RUBNER's Voraussetzung zur Berechnung des Kraftwechsels aus dem Stoffwechsel, der Tierkörper verhalte sich wie ein physikalisches Kalorimeter, nennt MAREŠ geradezu antiphysiologisch, weil sie eigentlich vom Leben abstrahiert. MAREŠ vergleicht den lebenden Körper mit einer Kraftmaschine, in der zeitlich unbestimmte Energiepotentiale autoregulatorisch bestimmten Bedürfnissen entsprechend ausgelöst werden. Das Muskelsystem repräsentiert das eigentliche Energiepotential des tierischen Organismus, da fast alle Arbeit und Wärme durch Muskelthätigkeit entsteht. Diese Thätigkeit ist kein einfacher chemischer Verbrennungsprozeß, sondern ein durch das Nervensystem nach den jeweiligen Bedürfnissen geregelter physiologischer Vorgang. Wir kennen heute weder die Art des im Muskel aufgespeicherten Energiepotentials, noch haben wir ein Maß dafür. MAREŠ glaubt, daß keine Thatsache zur Annahme zwinge, das Muskelpotential sei chemischer Natur, womit natürlich diese keineswegs ausgeschlossen ist, sondern es liege auch die Möglichkeit vor, es könnte ohne Stoffumwandlung ausgelöst werden. Keine der bis jetzt bekannten physikalisch-chemischen Energieformen ist geeignet, das Muskelpotential vollkommen zu erklären, seine Charakteristik ist durchaus physiologischer Art. MAREŠ bezeichnet es deshalb als eine eigentümliche Energieform, die er physiologische Energie nennt. Es liegt natürlich kein Hindernis vor, neue Energieformen zu den bisher gekannten anzunehmen. Diese neue Energie würde uns nur insoweit nützen, als sie eben ausdrückt, daß die Nahrungsstoffe, das Vorratspotential, erst lebendig werden müssen, um physiologisch wirksam zu werden, daß also die chemische Energie erst in eine physiologische umgewandelt werden muß. Diese Umwandlung könnte mit einer Stoffzersetzung verbunden sein, also als assimilatorischer und anenergischer Prozeß verlaufen, während die Auslösung des physiologischen Potentiales, der katenergische Prozeß ohne solche vor sich gehen könnte. Dadurch würde die beobachtete Unabhängigkeit des letzteren vom O_2-Verbrauch und von der Nahrungszufuhr wenigstens einigermaßen verständlich werden; dagegen würde der anenergische Prozeß, dem man auch die CO_2-Bildung zuschreiben könnte, eine Unabhängigkeit von den genannten Faktoren nicht besitzen. Diese Auffassung soll nur sagen, daß ein Stoffumsatz zur katenergischen Muskelthätigkeit nicht unbedingt notwendig erscheint. Auch PFEFFER nimmt für viele physiologisch wichtige Verrichtungen nicht chemische, sondern andere Energiepotentiale als nächste Quelle der Betriebskraft an.

Freilich wird man für das Tier andere Energiequellen als die Zersetzung seiner Nahrung nicht annehmen wollen, dabei darf man aber nicht vergessen, daß das Verhältnis zwischen Stoffumsatz und Energieleistung ein sehr verwickelt vermitteltes ist. Berechnet man einfach auf Grund des Stoffwechsels die energetische Bilanz, so fehlt der Hauptfaktor, die lebende Maschine mit ihrem physiologischen Potential, das unbestimmbar ist. Man muß daher die unkontrollierbare Annahme machen, der energetische Zustand des Tierkörpers habe sich nicht geändert. Anstatt in den bisherigen aus dem Stoffwechsel berechneten Energiebilanzen einen Beweis für Giltigkeit des Energieerhaltungsgesetzes zu erblicken, sollte man viel richtiger unter axiomatischer Voraussetzung dieses Gesetzes schließen, daß der energetische Zustand des Tierkörpers sich im Verlaufe des Versuches nicht geändert habe. Auf den bisher begangenen Wegen läßt sich die Geltung des Energieerhaltungsgesetzes für den lebenden Tierkörper überhaupt nicht beweisen, weil ein solcher Beweis nur an einem energetisch abgeschlossenen System erbracht werden kann. Das ist aber der Tierkörper in einem willkürlich abgegrenzten Zeitabschnitte seines Lebens keineswegs, weil man, wie Rosenthal treffend sagt, keine Inventur aufnehmen kann. Der beweisende Versuch müßte sich über das ganze Leben erstrecken, mit der Eifurchung beginnen und mit der Verbrennung der Leiche endigen, und dann wäre er noch nicht beweisend, weil man z. B. nicht weiß, ob das gesamte Energiepotential durch seine Verbrennung als Wärme frei wird.

Man hat des Mayer'schen Prinzipes bedurft, um die Lebenskraft aus der Physiologie zu verdrängen. Dabei mußte man den Körper als ein physikalisch-chemisches Objekt, ein stofflich und energetisch konstantes Gebilde darstellen, was er aber nicht ist. Gerade seine Veränderlichkeit und Anpassungsfähigkeit unterscheiden ihn am markantesten von physikalisch-chemischen Körpern, weshalb man die chemische Betrachtungsweise in der Physiologie nicht zu weit führen darf. Die modernen Energetiker, Ostwald an der Spitze, betonen, daß die Chemie uns gar nichts Entscheidendes zur Lösung des Rätsels vom Leben beigetragen hat. Aber ebensowenig wird man es durch eine einseitige Ueberschätzung der Enzymwirkungen lösen. Das Bestreben, die Lebenserscheinungen auf ein physikalisches Geschehen allein zurückzuführen, hält Mareš nicht für angängig, weil dadurch die Wissenschaft auf metaphysische Irrwege geleitet wird. Die Aufgabe der Physiologie ist es, die Gesetzmäßigkeiten des Lebens aufzufinden, aber nicht das Wesen des Lebens zu erforschen. Zur Erreichung dieses Zieles sind mehrfache Betrachtungsweisen nötig. Die rein objektive, welche einen großen Teil der physiologischen Aufgaben löst, führt zu einer mechanisch-kausalen oder physikalisch-chemischen Theorie der Lebenserscheinungen, aber sie ist nach Mareš nicht die einzig zulässige, weil die Lebenserscheinungen Gesetzmäßigkeiten zeigen, die durch eine mechanisch-kausale Formel nicht ausgedrückt werden können, z. B. die zweckmäßige Selbstregulierung physiologischer Verrichtungen. Hier muß der teleologische Standpunkt eingenommen werden. Mareš

stellt kausale und teleologische Betrachtungsweisen als gleichberechtigt für die Biologie hin, dabei wird aber von MAREŠ ganz vergessen. daß wir, die beobachtenden Menschen, es erst sind, welche die Finalität künstlich in das Naturgeschehen hineintragen. Die dritte Betrachtungsweise ist die psychologische, welche ebenfalls für die Physiologie volle Berechtigung hat. MAREŠ tritt gegen die von VERWORN angestrebte Scheidung zwischen Psychologie und Physiologie auf, weil sonst die ganze Sinnesphysiologie aus dem Bereiche der Physiologie ausgeschieden werden müßte. Offenbar kehrt sich MAREŠ hier gegen einen Gegner, der gar nicht vorhanden ist, weil niemand, wie ich glaube, auch VERWORN nicht, die psychologische Betrachtungsweise und die Psychologie gänzlich aus der Physiologie verbannen will. VERWORN strebt vor allem eine Ausscheidung rein psychologischer Probleme auf allen Gebieten der Physiologie an; es würde damit von der Sinnesphysiologie nur ein Teil der Psychologie zugewiesen werden. Wir können die psychologische Betrachtungsweise ebensowenig entbehren wie die physikalisch-chemische; aber angestrebt werden muß, daß die psychologische Betrachtungsweise nicht für Gebiete herangezogen wird, wo sie nicht nur nichts nützt, sondern schadet. Genau den gleichen Standpunkt vertritt aber auch MAREŠ.

Ferner giebt es noch eine rein subjektive Betrachtungsweise, die MAREŠ die eigentlich vitalistische nennt und die er gleichfalls als für die Physiologie zulässig erklärt. MAREŠ warnt davor, diese verschiedenen Betrachtungsweisen mit den Existenzweisen der wahren Wirklichkeit an sich zu verwechseln, denn sonst entstehen für die Physiologie ganz unfruchtbare Kämpfe zweier metaphysischer Glaubensbekenntnisse. Endlich geht MAREŠ noch auf die in neuester Zeit wieder zu Ehren gekommene energetische Betrachtungsweise ein. Sie wird vielleicht in Zukunft die physikalisch-chemische oder stofflich-mechanische in vielem ersetzen, weil sie die Beziehungen zwischen den Erscheinungen einfacher ohne phantasiereiche Hypothesen darzustellen gestattet. Ihre Brauchbarkeit hat am besten die FICK'sche Theorie von der Arbeitsleistung und Wärmebildung des Muskels gezeigt. Aber auch hier muß man sich davor hüten, die Energie als letzte Realität anzusehen, sie an Stelle der „Materie“ des überwundenen Materialismus zu setzen, ein Vorwurf, den MAREŠ gegen OSTWALD erhebt. Die Energie ist ein Begriff und die Energetik eine Regel, nach der wir bestimmte Eigentümlichkeiten der Erscheinungen beobachten; sie dient uns zur Ordnung unserer Erlebnisse und als solche faßt MAREŠ alle Wissenschaft in letzter Linie auf. Denn was nicht erfahren, das ist erlebt werden kann, entzieht sich jeder menschlichen Erkenntnis. Aber die Energetik soll uns auch nicht das Erleben selbst erklären, weil dieses das unmittelbar Erkannte ist, das durch nichts Fremdes und Unerlebbares erklärt werden kann. Die energetische Betrachtungsweise wird also den Vitalismus in diesem Sinne nicht überwinden. Wohl wird sie zur ökonomischen, hypothesenfreien Darstellung des Zusammenhanges der Lebenserscheinungen viel beitragen können; darum sollen aber die anderen Betrachtungsweisen, sofern sie für die Physiologie nützlich sein können, nicht ausgeschlossen werden.

R. F. FUCHS (Erlangen).

Driesch, Hans, Die organischen Regulationen. Vorbereitungen zu einer Theorie des Lebens. XVI+228 pp. gr. 8°. Leipzig (W. Engelmann) 1901.

In einem ersten „deskriptiven Teile“ versucht DRIESCH eine Uebersicht des vorhandenen Materiales über organische Regulationen zu geben, wobei zuerst die Stoffwechselregulationen behandelt werden. Schon die Ausführungen über Hunger und Sauerstoffmangel werden vielfach den berechtigten Widerspruch der Physiologen herausfordern; in noch viel höherem Grade gilt das von den Erörterungen über Giftimmunität, welche sich mit den modernen Forschungen auf diesem Gebiete durchaus nicht vertragen. Aus DRIESCH's Darstellung ersieht man sogleich, daß der Autor sich auf einen ihm völlig fremden Boden gewagt hat, dessen Litteratur ihm nicht genügend bekannt ist. Auch das zweite Kapitel, welches „energetische Regulationen“ überschrieben ist, zeigt, daß DRIESCH die einschlägigen physiologischen Arbeiten nicht entsprechend würdigt, wie aus seinen Auslassungen über vikariierendes Eintreten von Nerven und Centralteilen hervorgeht. Das dritte Kapitel behandelt die „morphologischen Anpassungen an Aeußeres“. Hierauf brauchen wir an diesem Orte nicht näher einzugehen, ebensowenig auf die Ausführungen über „Restitutionen oder Wiederherstellungsregulationen“. Es genügt, diesbezüglich auf die Auseinandersetzungen von W. ROUX (Arch. f. Entwick.-Mech., 1902) hinzuweisen.

Im zweiten „theoretischen Teile“, wird zunächst eine Definition des Begriffes „Regulation“ gegeben, welche lautet: „Regulation ist ein am lebenden Organismus geschehender Vorgang oder die Aenderung eines solchen Vorgangs, durch welchen oder durch welche eine irgendwie gesetzte Störung seines vorher bestandenen, normalen Zustandes ganz oder teilweise, direkt oder indirekt kompensiert und so der „normale“ Zustand oder wenigstens eine Annäherung an ihn wieder herbeigeführt wird.“ Die nun folgende Klassifikation der Regulationen, welche zwei Grundarten derselben, die Organisations- und Adaptationsregulationen unterscheidet, von denen jede wieder eine weitere Reihe von Unterabteilungen aufweist, ist in ihren Einzelheiten so kompliziert, daß eine wesentliche Gliederung oder ein gutes System des großen Forschungsgebietes damit durchaus nicht gewonnen wird.

In dem Kapitel „der Regulationsverlauf und seine Teile“ werden eine Reihe von Behauptungen aufgestellt, denen die Physiologen kaum beipflichten dürften. So heißt es z. B., daß bei der Lichtperception die Aenderung des Sehpurpurs der eigentliche Reiz sei. Ebensowenig können sich die Physiologen mit DRIESCH's Ausführungen über innere Sekretion befreunden. Diesbezüglich sei auf das Original verwiesen. Den schärfsten Widerspruch seitens der Physiologen werden aber DRIESCH's „Gedanken über Atmung und Assimilation“ erfahren, denn hier behauptet DRIESCH rundweg: „Die unbedingte Notwendigkeit des Sauerstoffs für den Fortgang des Lebens, nicht nur für seine Leistungen, beruht also unseres Erachtens bei den Aërobionten auf der Giftigkeit gewisser vom Organismus gebildeter Substanzen, welche Giftigkeit auf die Dauer nur durch einen Ueberschuß von Sauerstoff unschädlich gemacht werden kann.“ Ferner kommt DRIESCH zu dem

Schlusse: „Es giebt keine lebende Substanz, keine wahre Assimilation, keine Dissimilation!?" Also ein fundamentaler Bruch mit allem Herkömmlichen, der der physiologischen Chemie, soweit sie wirklich „Chemie" sein will, die Thüre weist. Eine überzeugende Begründung dieser fundamentalen Umwandlung unserer bisherigen physiologischen Anschauungen ist DRIESCH meiner Meinung nach vollkommen schuldig geblieben.

Spätere Kapitel behandeln „analytische Betrachtungen über Formregulationen" und sollen zwei Beweise für die „Autonomie der Lebensvorgänge" erbringen. Als erster gilt die Differenzierung harmonisch-äquipotentieller Systeme, als zweiter die Genese und Existenz äquipotentieller Systeme mit komplexen expliciten Potenzen. Diesbezüglich, sowie auch des dritten „erkenntniskritischen Teiles" des DRIESCH'schen Buches muß unbedingt auf das Original verwiesen werden. Ob die darin entwickelten Philosopheme wirklich den Naturwissenschaften, insbesondere der Biologie zum Vorteil gereichen werden oder können, will ich nicht entscheiden. R. F. FUCHS (Erlangen).

Jickeli, C., Die Unvollkommenheit des Stoffwechsels als Veranlassung für Vermehrung, Wachstum, Differenzierung, Rückbildung und Tod der Lebewesen im Kampf ums Dasein. Berlin (Friedländer & Sohn) 1902.

Man hat die Ursache der Zellvermehrung in den verschiedensten Vorgängen gesucht; doch sind es namentlich 4 Hauptpunkte, die bisher zur Klärung der Frage herbeigezogen worden sind. Zellteilung kann nach Ansicht der „Normalbiologen" veranlaßt werden:

1) durch ein über das normale Maß hinausgehendes Wachstum;
2) durch Aenderung der sie normaler Weise verhindernden Spannungsverhältnisse innerhalb der Gewebe;
3) durch specifische Reize, die auch beschleunigend wirken können;
4) durch zweifellose Schädigungen.

Nur die letzte Erklärung glaubt J. für die Ursache der Vermehrung der Bionten unter normalen wie pathologischen Verhältnissen ansehen zu dürfen, indem er die Zweckmäßigkeit dieses Prinzips vom darwinistischen Standpunkte aus betont. Der Verf. sucht diese Ansicht durch zahlreiche Beispiele beschleunigter Zellteilung zu stützen, wie sie sich namentlich bei Protozoen, Bakterien und anderen niederen Organismen unter ungünstigen Verhältnissen finden. Oft werden in solchen Fällen die Sprößlinge von Generation zu Generation kleiner, sodaß von einem Wachstum über das normale Maß nicht die Rede sein kann. Auch die große Summe der Gewebswucherungen infolge ungünstiger Einflüsse, die Erscheinungen der Entzündung, der Zellvermehrung durch parasitäre Einwirkungen, der Geschwülste und der mechanischen Verletzungen dienen zur Unterstützung der oben entwickelten Anschauung.

Je jünger die Gewebe sind, desto mehr sind sie geeignet, auf Schädigungen durch Zellvermehrung zu reagieren, die beim sich entwickelnden Embryo zu Mißbildungen der verschiedensten Art, beim unbefruchteten Ei zur Parthenogenese führen können.

Auch durch Störungen des normalen Stoffwechsels kann Zellteilung angeregt werden, wie der Verf. an zahlreichen Beispielen nachweist.

Als Ergebnis dieser Untersuchungen stellt sich eine Beschleunigung der Zellvermehrung unter schädigenden Einflüssen heraus, wobei die Zellvermehrung sich bei der innigen Wechselbeziehung der verschiedenen Gewebe auch auf nicht unmittelbar betroffene Partien erstrecken und, falls sie in gewissen Grenzen bleibt, sogar von günstigem Einflusse sein kann.

Der weitere Gedankengang ist kurz folgender: Wenn in der That Schädigungen eine Zellvermehrung und unter Umständen ein besseres Gedeihen des Organismus veranlassen können, so scheint der alte Erfahrungssatz, daß ein Organismus sich um so besser entwickelt, je weniger Schädigungen auf ihn einwirken, je günstiger die äußeren Verhältnisse sind, damit im Widerspruche zu stehen. Diesem Einwande sucht der Verfasser durch den Hinweis darauf zu begegnen, daß das ganze Leben des Organismus eine Reihe von Schädigungen ist, die ihre Ursache in der „Unvollkommenheit des Stoffwechsels“ haben; schon das Wahlvermögen der Zelle ist beschränkt, da sie sich mit vielen Stoffen beladen muß, die in keiner Weise zu ihrem Nutzen dienen können. Noch deutlicher tritt diese Unvollkommenheit bei der Ausscheidung der Stoffwechselprodukte hervor, wofür die mit zunehmendem Alter sich vermehrenden Ablagerungen von Pigmenten und anderen Stoffwechselprodukten spricht. Das Leben ist also, da weder Aufnahme noch Ausscheidung ideal vollkommen sind, ein langsam verlaufender Vergiftungsprozeß.

Auch innerhalb normaler Lebensvorgänge erfolgt auf ungünstige Einflüsse hin eine reichliche und raschere Zellvermehrung. Der Verf. weist auf die Entstehung des „zellreicheren“ männlichen Geschlechts unter dem Einflusse von Faktoren hin, die während der Entwickelung eine schädigende Wirkung ausüben, wie Nahrungsmangel, das zunehmende Alter der Eltern etc. Aber nicht allein in der Entstehung und Entwickelung des Organismus als Ganzem, sondern auch in den einzelnen Organen erkennt man die zellvermehrende Wirkung der Schädigung durch Stoffwechselprodukte; so vermehren sich die Zellen arbeitender Organe stärker als die der ruhenden, so findet in den Hauptexkretionsstätten des menschlichen Körpers, der Niere und der Haut, besonders reichliche Zellvermehrung statt und führt an der letzteren durch Ablagerung von Pigment, durch Zellwucherung etc. zu der unendlichen Formen- und Farbenfülle in der Natur.

Aber nicht allein von außen eindringende Einflüsse, sondern auch Bionten selbst können schädigend aufeinander wirken und zu einer Vermehrung des geschädigten Gewebes führen; so wird die große Eizelle von den zahllosen Zellen des Follikelepithels umgeben.

Der Raum gestattet nicht, dem Verfasser auf seinem Gedankengange vollständig zu folgen. Nur soviel sei noch erwähnt, daß er die Lehre von der Unvollkommenheit des Stoffwechsels weiterhin ausführt, indem er z. B. die Verjüngung als periodisch eintretende Entlastung von den Stoffwechselprodukten auffaßt; zur Verjüngung rechnet er eine große Fülle von Erscheinungen, wie die Schalen- und Cystenbildungen, Häutungen und Abwerfen verschiedener ektodermaler Bildungen, die namentlich beim „konstitutionell minderwertigen“ Männchen sich findet,

Abstoßung der Richtungskörperchen beim reifenden Ei etc. In allen diesen Fällen tritt der enge Zusammenhang zwischen einer beschleunigten Zellvermehrung und einer gesteigerten Abscheidung deutlich hervor.

In dem letzten Teile des Buches sucht der Verf. DARWIN's und LAMARCK's Lehre von der Differenzierung und Rückbildung der Organismen durch Zuhilfenahme der Unvollkommenheit des Stoffwechsels zu ergänzen und nachzuweisen, daß zahlreiche Thatsachen, die nach DARWIN nicht befriedigend erklärt werden konnten, durch seine Theorie einer ungezwungenen Deutung zugänglich sind. Die nähere Ausführung dieser Theorien würde hier zu weit führen und es muß auf die Arbeit selbst verwiesen werden.

Es fällt auf, daß der Verf. den Begriff des Reizes nirgends ausführlicher bespricht, sondern stets nur die Schädigung betont. Es hat immer etwas Mißliches, ein außerordentlich umfassendes Problem, das in seinen Mechanismen, Bedingungen und Ursachen noch so wenig bekannt ist wie die Frage der Zellteilung, von einem einseitigen Standpunkte aus beurteilen zu wollen. Denn es ist zweifellos, daß die verschiedensten Reize, mögen sie nun schädigend wirken oder nicht, die Zellteilung anregen können. Der Verf. führt selbst an, daß gewisse Schädigungen durch Anregung von Zellvermehrung auf das Gewebe und den Organismus von günstigem Einflusse sein können. In solchen Fällen kann man nicht mehr von Schädigungen, sondern nur von Reizen sprechen.

Die Bedeutung der Reizung durch Stoffwechselprodukte, also die sogen. Unvollkommenheit des Stoffwechsels, soll gewiß nicht unterschätzt werden, und es ist dankenswert, daß J. auf dieselbe nachdrücklich aufmerksam gemacht hat. Doch auch hier scheint er in den Fehler der Verallgemeinerung verfallen zu sein und sich zu weit in das Gebiet der Hypothesen gewagt zu haben, indem er alles nur aus einem und demselben Prinzip ableiten will.

Wenn man daher auch nicht durchweg mit den Anschauungen des Autors übereinstimmen kann, so dürfte das Buch doch durch die geschickte Anordnung und große Fülle des Materials und den originellen Gedankengang mancherlei Anregung bieten. P. MORAWITZ (Straßburg i. E.).

Walkhoff, Otto, Der Unterkiefer der Anthropomorphen und des Menschen in seiner funktionellen Entwickelung und Gestalt. (Menschenaffen [Anthropomorphae]. Studien über Entwickelung und Schädelbau, herausgegeben von E. SELENKA. 4. Lieferung.) Wiesbaden, C. W. Kreidl, 1902. VI + 119 pp. 4°. 59 Abbildg.

Der innige Zusammenhang zwischen Funktion und Gestalt, wie ihn die moderne Entwickelungsmechanik lehrt, gestattet natürlich auch einen Schluß auf die Funktion aus der Gestalt, wenn es sich um das Studium funktioneller Strukturen von solchen Objekten handelt, deren Funktion nicht mehr direkt beobachtet werden kann. So wird die Enwickelungsmechanik auch nach dieser Richtung hin eine wertvolle Hilfswissenschaft für den Physiologen. Eine solche Analyse bieten die überaus interessanten Untersuchungen WALKHOFF's dar, welche, ganz abgesehen

von ihrem großen anatomischen und anthropologischen Interesse, direkt für den Physiologen von besonderer Wichtigkeit sind.

Der Unterkiefer des recenten und diluvialen Menschen wird in Bezug auf seinen äußeren und inneren Aufbau genau untersucht und mit den Unterkiefern der Anthropomorphen verglichen. Gemeinsam zeigen sich jene Strukturelemente, die der Kaufunktion des Kiefers dienen. In dem Maße aber, als die Vorfahren des recenten Menschen zur Vorbereitung der Nahrung ihrer Hände und später des Feuers und der Werkzeuge sich bedienten, wurde die funktionelle Beanspruchung des Kiefers beim Kauen verringert. Entsprechend dieser Minderbeanspruchung mußte bei den menschlichen Kiefern eine Reduktion aller jener Kieferteile eintreten, welche der Kaufunktion dienen. So scheiden sich die Primatenkiefer schon frühzeitig in zwei Gruppen, die massigen Kiefer der Anthropomorphen und in die etwas zarteren der Vorfahren des Menschen. Die im Laufe der Ontogenese erworbenen funktionellen Strukturen werden nun weiter vererbt und durch das Einzelindividuum immer mehr vervollkommnet, so daß allmählich jene tiefgreifenden Unterschiede der Unterkiefer der beiden Primatenzweige sich ausbilden. Beim diluvialen Menschen tritt bereits eine relativ bedeutende Reduktion des vorderen Kieferteiles ein, ferner entwickelt sich aus der ursprünglichen Prognathie die Orthognathie. Die innere Architektur ist eine ganz analoge beim Menschen und Affen; aber die einzelnen Trajektorien, welche der Beanspruchungsrichtung durch die einzelnen Kaumuskeln entsprechen, sind beim Menschen an Masse reduziert, sie sind jedoch alle vorhanden. Bezüglich der Anordnung der einzelnen Trajektorien und der Zahnstellung und Zahnentwickelung muß auf das Original verwiesen werden.

Prinzipiell verschieden ist dagegen der Aufbau des vorderen Kieferteiles beim Menschen und Affen. Die Basalfläche des Kiefers, die Spina mentalis interna und vor allem das Kinn unterscheiden schon äußerlich den Menschenkiefer von dem des Affen. Entsprechend diesen äußeren Unterschieden findet sich auch eine ganz charakteristische Innenarchitektur. Der Menschenkiefer ist diesbezüglich am hervorstechendsten durch das Tajektorium des Musculus genioglossus ausgezeichnet, welches bei keinem Affen, auch nicht einmal andeutungsweise vorhanden ist. Dieses Trajektorium veranlaßt wesentlich die Kinnbildung, bei der allerdings auch noch das Trajektorium des im Laufe der Phylogenese seine Stellung allmählich ändernden Musculus digastricus mit in Frage kommt. Wodurch kann nun eine so charakteristische Formänderung des Kiefers herbeigeführt werden? Die einzige Erklärungsmöglichkeit hiefür bildet die funktionelle Beanspruchung des Kiefers durch die sich allmählich entwickelnde Sprechbewegung. In dem Maße, wie sich die Sprache des Menschen immer mehr und mehr ausbildete, wurde durch die Thätigkeit der Sprechmuskulatur der Kiefer in ganz bestimmten Richtungen mechanisch beansprucht, wodurch sich wiederum mit Notwendigkeit eine ganz bestimmte Innenarchitektur ausbilden mußte. Wir erkennen aber weiter aus dieser Innenarchitektur, welche hervorragende Bedeutung dem Musculus genioglossus beim Zustandekommen der Lautsprache zukommt. (Bezüglich der weiteren in-

teressanten Einzelheiten muß wiederum auf das Original verwiesen werden.) Die Sprache ist es also, die dem menschlichen Unterkiefer ihren so charakteristischen Stempel aufdrückt! Daß diese Anschauung richtig ist, wird am schlagendsten durch die Untersuchung diluvialer Menschenkiefer gezeigt, wo sich eine allmähliche Steigerung der specifisch menschlichen Charakteristika findet. Von den diluvialen Kiefern, welche WALKHOFF sorgfältigst untersuchte, ist der aus der Schipkahöhle als der älteste anzusehen. Nach MASCHKA gehört er mindestens der Interglacialzeit an. Dann folgt der von Krapina, welcher vielleicht dem von La Naulette (von WALKHOFF leider nicht untersucht) gleichalterig ist. Der jüngste ist der Kiefer von Prédmost, welcher wahrscheinlich aus der kleinen Eiszeit (dritte Eiszeit in den Alpen) stammt. Im Schipkakiefer ist das Trajektorium des Genioglossus nur in einer schwachen Andeutung entwickelt, während es bei dem Krapinakiefer, namentlich aber bei jenem von Prédmost schon sehr deutlich hervortritt. Daraus ergiebt sich nun der zwingende Schluß, daß der Mensch in jener Zeitperiode zum mindesten den Gebrauch einer artikulierten Sprache in großem Umfange sich zu eigen machte. (Bezüglich der wichtigen anthropologischen Ausführungen muß auf das Original verwiesen werden.)

Wir können die Besprechung dieses sehr interessanten Werkes nicht abschließen, ohne seiner geradezu mustergiltigen typographischen Ausstattung zu gedenken, welche namentlich in der Ausführung der Röntgenreproduktionen hervorragende technische Leistungen aufweist.

R. F. FUCHS (Erlangen).

Rhumbler, Ludwig, Zur Mechanik des Gastrulationsvorganges, insbesondere der Invagination. Eine entwickelungsmechanische Studie. (Arch. f. Entwickelungsmech. d. Organismen, Bd. 14, 1902, p. 401—476, 1 Taf., 30 Textfig.)

RHUMBLER unterwirft die verschiedenen Faktoren, die zu einer Einstülpung der Blastula führen könnten, einer eingehenden Analyse. Die erste Gruppe umfaßt solche Momente, die rein passiv zur Invagination führen könnten. Daß sie es nicht sein können, welche die Gastrulation veranlassen, legt der Verf. ausführlich dar. Das differentielle Wachstum von Entoderm- und Ektodermanteil der Blastula, das von manchen Autoren als die Ursache der Einstülpung angesehen wurde, könnte, bei der Form der Blastulazellen, welche Keile darstellen, deren Rücken nach außen gewandt ist, immer nur zu einer Ausstülpung, nie zu einer Einstülpung führen. Eine wesentliche Beteiligung der Eihülle kann gleichfalls ausgeschlossen werden, da sie nur in sehr wenigen Fällen während der Invagination den Blastomeren so dicht anliegt, daß durch Gegendruck die größeren Entodermblastomeren, nach einem von ROUX entwickelten Mechanismus, in das Innere des Blastocöls hineingedrückt werden könnten. Immerhin bleibt eine Beihilfe der Eihülle bei der schon durch einen anderen (eben den zu eruierenden) Faktor ausgelösten Invagination denkbar. Auch der dritte Faktor, der möglicherweise eine Einstülpung veranlassen könnte, die Abnahme des Volums der Blastocölflüssigkeit, die eine saugende

Wirkung auf die Blastulawand ausüben würde, kann nicht der auslösende Faktor sein, aber auch er kann die einmal begonnene Einstülpung wesentlich befördern.

Ein rein passiver Vorgang ist also die Invagination nicht, das ursächliche Moment muß vielmehr in einer aktiven Gestaltsveränderung der zur Einstülpung gelangenden Zellen gesucht werden. Die Gestaltsveränderung muß die Entodermzellen zu keilförmigen Gebilden machen, deren Rücken nach dem Blastocöl zu, also nach innen liegen, während sie vorher nach außen gerichtet waren. Die Verschiebung der Innenmasse der Zellen, die hierzu erforderlich ist, muß man sich, da ihnen kontraktile Elemente fehlen, nach Art einer amöboiden Bewegung vorstellen. Um eine solche möglich zu machen, muß eine Differenz der Oberflächenspannungen der Außen- und Innenseite bestehen. Da nun ein lebhafter Stoffaustausch zwischen den Blastomeren und der Blastocölflüssigkeit permanent besteht, so ist auf alle Fälle die Furchungshöhlenflüssigkeit dem äußeren Medium nicht chemisch-physikalisch äquivalent und man muß annehmen, daß seine Zusammensetzung, die zu verschiedenen Zeiten des Blastulastadiums als verschieden angenommen werden darf, zu einem ganz bestimmten Zeitpunkte eine Herabsetzung der Oberflächenspannung der Innenflächen der Entodermzellen zur Folge hat. Zur mechanischen Erklärung des Vorganges würde bereits die Annahme einer Kohlensäurespeicherung im Blastocöl ausreichen, doch bleibt natürlich auch die (wohl wahrscheinlichere P.) Möglichkeit offen, daß spezifische Stoffwechselprodukte der Blastomeren den Reiz abgeben. Die Frage, warum gerade die Entodermzellen zum Einwandern veranlaßt werden und nicht die Ektodermzellen, kann nur mit einigen Wahrscheinlichkeitsgründen beantwortet werden. Weiter setzt Rhumbler die Anwendbarkeit seiner Anschauung für einige anomale Gastrulaformen sowie für andere Formen als die der gewöhnlichen Cöloblastula auseinander und giebt eine sehr übersichtliche Tabelle über die verschiedenen mechanischen Faktoren, welche bei den einzelnen Gastrulationsarten in Betracht kommen.

Wie bei allen seinen entwickelungsmechanischen Studien hat Rhumbler es auch hier verstanden, durch sinnreiche Modelle die mechanische Seite der fraglichen Lebensvorgänge nachzuahmen, und dem Studium dieser Modelle wieder manche feine Einzelheit abzugewinnen, in betreff derer noch besonders auf das Original verwiesen werden mag.

In der phylogenetischen Schlußbetrachtung weist der Verf. darauf hin, daß die Invaginationsgastrula, die die mechanisch vollkommenste der bekannten Modi der „Gastrulation“ ist, nicht als die primitivste Form angesehen werden könne, daß vielmehr vom mechanischen Standpunkt aus entschieden die „Immigration“ als der ursprünglichste Gastrulationsprozeß anzusehen sei, und daß also die „Gastraea“ Haeckel's, mag sie auch von hoher stammesgeschichtlicher Bedeutung sein, doch offenbar nicht die erste Stammform im Kreise der Metazoen war.

A. Pütter (Breslau).

Chapin, Paul, Einfluß der Kohlensäure auf das Wachstum. (Flora, Bd. 91, 1902, p. 348—379.)

Pilze und höhere Pflanzen wurden in Luft mit verschiedenem CO_2-Gehalt kultiviert. Als allgemeinstes Resultat ergab sich, daß Kohlensäure, wie das für gewisse Salze und für Aether schon bekannt ist, in geringer Dosis als Stimulans auf das Wachstum wirkt, in größerer Dosis als Gift. Diese Wirkung äußert sich nicht momentan, sondern es bedarf immer einer gewissen minimalen Einwirkungsdauer.

Bei den untersuchten höheren Pflanzen (Vicia, Pisum, Sinapis, Trifolium, Hordeum) liegt das Optimum des CO_2-Gehaltes für das Wachstum ungefähr bei 1—2 Proz. Die erste hemmende Wirkung zeigte sich bei dem Wachstum der Wurzel bei ca. 5 Proz. CO_2, bei dem des Stengels bei 15 Proz. CO_2. Wachstumssistierung trat bei 25—30 Proz. (Wurzeln), resp. bei 20—25 Proz. (Stengel) ein. Seitenwurzelbildung war vollständig in 20—25 Proz. CO_2 unterdrückt. Eine 1—2tägige Einwirkung von 20 Proz. CO_2 übt auf den Stengel eine schädliche Nachwirkung aus, auf die Wurzeln dagegen hat eine ebenso lange Einwirkung von 25—40 Proz. CO_2 noch keinen schädlichen Einfluß.

Pilze sind sehr viel widerstandsfähiger. Die Sporenkeimung wird eben erst gehindert bei 60 Proz. (Mucor), 100 Proz. (Aspergillus, Penicillium), das Wachstum wird gehemmt bei 30—40 Proz. (Mucor) und bei 80 Proz. (Aspergillus, Penicillium). Sporenbildung ist noch möglich bei 10 Proz. (Mucor), 40 Proz. (Aspergillus) und 50 Proz. (Penicillium). In reiner CO_2 keimen die Sporen nicht, behalten aber ihre Keimfähigkeit. Auch Mycelfäden, deren Wachstum durch CO_2 unterdrückt war, sind nach der Uebertragung in Luft noch fähig, weiter zu wachsen.

Winkler (Tübingen).

Andrews, F. M., Ueber die Wirkung der Centrifugalkraft auf Pflanzen. Inaug.-Diss. Leipzig 1902. 40 pp. 1 Taf.

Der Verf. hat bei einer größeren Anzahl pflanzlicher Objekte die Wirkungen der Centrifugalkraft studiert, hier sollen nur die cellularphysiologisch wichtigen Resultate hervorgehoben werden. Stärke und Proteïnkörner haben ein höheres specifisches Gewicht als der Zellsaft, ebenso Chlorophyllkörner und die meisten Chromatophoren (Ausnahme: Caltha palustris). Das Oel stellt den leichtesten Zellbestandteil dar. Der Kern ist stets specifisch schwerer als der Zellsaft, seine Lage im oberen Teil einer Zelle kann also nicht, wie Němec kürzlich angegeben hatte, auf physikalischen, sondern muß auf physiologischen Ursachen beruhen. Der Inhalt der centrifugierten Zellen sucht in seine normale Lage zurückzukehren. Interessant ist die Abhängigkeit der Zeit, in welcher die Umordnung vor sich geht, von der Intensität der Stoffwechselvorgänge der Pflanze. In Samen, die am Keimen verhindert sind, erfolgt die Umordnung langsam und bleibt unvollständig. Je stärker das Wachstum ist, um so rascher und vollständiger erfolgt die Wiederherstellung der normalen Verhältnisse. Zu erwähnen wäre noch, daß der Verf. durch Centrifugieren den Nucleolus aus dem Kern entfernen konnte. Das Kernkörperchen wurde im Laufe von 27 Tagen völlig in

der Zelle aufgelöst, ohne daß der Kern einen neuen Nucleolus gebildet hätte, obgleich er am Leben blieb. Die Frage, ob der seines Nucleolus beraubte Kern sich noch teilen könne, wurde nicht entschieden.

A. PÜTTER (Breslau).

Potts, Georg, Zur Physiologie des Dictyostelium mucoroides. (Flora, Bd. 91, 1902, p. 281—347.)

Die vorliegende Arbeit bringt interessante Aufschlüsse zu der bisher wenig bekannten Ernährungsphysiologie der Myxomyceten, speziell des zu den Acrasieen gehörigen Dictyostelium mucoroides Bref., das auf Pferdemist wächst.

Der obligat aërobe Organismus kann leicht auf festen oder in flüssigen Medien gezüchtet werden, die als Stickstoffquelle NH_4NO_3, Legumin, Caseïn, Nucleïn oder Leucin, als Kohlenstoffquelle eine der Glukosen oder Disaccharide (vorzüglich Maltose) enthalten. Außer diesen Nährstoffen ist aber zum Gedeihen des Dictyostelium unbedingt notwendig die gleichzeitige Anwesenheit von Bakterien; es gelang auf keinerlei Weise, eine bakterienfreie Reinkultur zu erhalten. Ohne Bakterien kann also Dictyostelium nicht wachsen, doch ist es nicht auf eine bestimmte Species angewiesen. Es wurde mit Erfolg von POTTS mit Reinkulturen von Bacillus fluorescens liquefaciens, Bac. subtilis, Bac. megatherium und Bacterium fimbriatum kombiniert, kann aber zweifellos noch mit vielen anderen Arten fortkommen.

Nun gehört Dictyostelium zu denjenigen Myxomyceten, die sich rein endosmotisch, also nicht durch Aufnahme fester Körper ernähren. Daher kann die Notwendigkeit von Bakterien für seine Entwickelung nicht darauf beruhen, daß es sie, wie andere Schleimpilze das thun, als Nahrungsquelle verschlingt. Es fragt sich also, weshalb sie dann dem Myxomyceten unentbehrlich sind.

NADSON, der vor Kurzem Dictyostelium mit Bacillus fluorescens liquefaciens isoliert hat, hat die Ansicht geäußert, daß dieses Bacterium die Reaktion des Mediums alkalisch mache und dadurch das Wachstum von Dictyostelium ermögliche. Aber POTTS zeigt, daß sich letzteres auch dann nicht ohne den Bacillus (unter sonst günstigsten Bedingungen) kultivieren lasse, wenn der Nährboden schwach alkalisch gemacht wurde, und daß es andererseits ausgezeichnet mit Bacterium fimbriatum wachsen kann, wenn durch die Wirkung des mitwachsenden Bacteriums die Reaktion einer ursprünglich neutralen Lösung sauer geworden war.

Auch ein symbiotisches Verhältnis zwischen Myxomycet und Bacterium ist ausgeschlossen, da sich nicht der geringste Anhaltspunkt dafür finden ließ, daß das Bacterium aus dem Zusammengedeihen mit dem Myxomyceten irgendwie Nutzen zog. Nur Dictyostelium allein genießt offenbar die aus dem Zusammenwirken der beiden Organismen erwachsenden Vorteile. Aber welche sind diese?

Daß es die Bakterien nicht frißt, wurde schon erwähnt; durch besondere Versuche wird festgestellt, daß es sich auch von etwaigen flüssigen Stoffwechselprodukten des Bacteriums nicht ernähren kann. Es bleibt daher nur die Annahme übrig, daß es Enzyme nach außen absondert, welche die Bakterien verdauen, und daß es sich von

den Produkten dieser Bakterienverdauung endosmotisch ernähre. Die Richtigkeit dieser Annahme ergiebt sich mit großer Wahrscheinlichkeit aus der Thatsache, daß Dictyostelium auffallende Veränderungen in den Bakterienkolonien, in denen es gedeiht, verursacht. Die Kolonien, in denen es wuchs, bestanden zuletzt fast ausschließlich aus Bakterienresten; die wenigen unverletzt gebliebenen Bakterien zeigten Involutionsformen. — Daraus wird verständlich, daß Dictyostelium nicht notwendig lebende Bakterien braucht, sondern daß es sich auch von mit Chloroform getöteten Bacterium fimbriatum nähren kann.

Weitere umfangreiche Versuche betreffen die Analyse des Fortpflanzungsprozesses. Aus den keimenden Sporen (zur Keimung ist K, Ca, Mg, S, N nicht nötig, P und organische Substanzen notwendig) gehen Amöben hervor, die sich vegetativ unbegrenzte Zeit hindurch vermehren können, so lange hinreichend Nahrung vorhanden ist. Eintretender Nahrungsmangel giebt den ersten Anstoß zur Fortpflanzung und Fruchtbildung. Die erste Stufe ist die Plasmodienbildung, d. h. die Amöben legen sich zusammen, bleiben aneinander haften und bilden eine große gemeinsame Masse, verschmelzen aber nicht miteinander. Das Dictyostelium-Plasmodium stellt damit eine ganz eigenartige Struktur dar, zu der wir keine physikalische Analogie kennen. Nehmen wir einen flüssigen Aggregatzustand des Plasmas an, so darf das Plasmodium nicht, wie das anderer Myxomyceten, als eine einzige flüssige Masse, sondern bloß als ein Haufen von zusammengelegten unmischbaren Tropfen betrachtet werden.

Das Centrum des Plasmodiums erhebt sich später, wahrscheinlich auf Grund von positivem Aërotropismus, aus der Flüssigkeit in die Luft und differenziert sich hier in zwei Teile, einen Stengel und ein diesem aufsitzendes kugliges Sporangium, in das die nicht zur Stengelbildung verwendeten Teile des Plasmodiums einwandern und ihre einzelnen Amöben zu Sporen umwandeln.

Wird das Plasmodium gezwungen, unter Wasser zu fruktifizieren, so unterbleibt die Stengelbildung, und die ganze Frucht besteht nur aus der Sporenkugel. Grund dieses Ausbleibens ist sehr wahrscheinlich die durch das Wasser verhinderte Transpiration. Der Stengel ist negativ hydrotropisch und positiv heliotropisch; diffuses Licht verzögert sein Wachstum und erhöht seine Transpiration. Die Kardinaltemperaturen für das Wachstum sind: Minimum 0—7° C, Optimum 23—25° C, Maximum 27° C. Winkler (Tübingen).

Bachmetjew, P., a) Kalorimetrische Messungen an Schmetterlingspuppen. (Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 71, 1902.)
b) Ein neuentdecktes Schutzmittel bei Schmetterlingspuppen gegen Kälte. (Societas entomologica, Jg. 16, 1902.

Als weitere wichtige Ergänzung zu seinen früheren experimentellen entomologischen Studien (s. Referat in dieser Zeitschr., Bd. 2, Heft 1, p. 6) hat Bachmetjew sehr sorgfältige kalorimetrische Messungen an Schmetterlingspuppen angestellt. Die trockenen Puppenkörper haben eine specifische Wärme von 0,5 (Deilephila euphorbiae) bis 0,4 (Saturnia spini), wogegen die der lebenden im Durchschnitt 0,83 be-

trägt und mit dem Fortschreiten der Entwickelung ständig abnimmt. Die specifische Wärme der wässerigen Puppensäfte variiert bei Deilephila euphorbiae zwischen 0,8—1,09 und bei Saturnia spini zwischen 0,97—1,06, kann also größer als die des Wassers sein. Die specifische Wärme der gefrorenen Säfte beträgt 0,917, sie ist also nahezu doppelt so groß als die des reinen Eises, welche nur 0,5 ist. Diese Thatsache könnte dahin gedeutet werden, daß mit dem Wasser der Säfte noch andere Substanzen erstarren und dabei die specifische Wärme der Säfte erhöhen. Es wäre aber nach den Untersuchungen von H. Roedel auch möglich, daß die durch die Eisentstehung hervorgerufene Verminderung der specifischen Wärme durch die Schmelzwärme der Fettschicht kompensiert wird. Denn diese gefriert erst zwischen — 4° und — 10°, wie Roedel's Versuche an Raupen gezeigt haben. Ferner nimmt die specifische Wärme der Puppensäfte mit der Verkleinerung des Säftekoefficienten (s. Referat p. 11) ab, welcher für die verschiedenen Arten und Entwickelungsstadien variiert. Er nimmt mit der Dauer der Puppenzeit anfangs zu, erreicht dann ein Maximum, auf dem er längere Zeit verharrt, um später wieder abzunehmen. Weiterhin zeigt die specifische Wärme der Puppensäfte mit dem Fortschreiten der Entwickelung der Puppe eine Abnahme, woraus aber noch kein Schluß auf den Wassergehalt der Säfte gezogen werden kann, weil die specifische Wärme der Säfte sowohl durch ihre Konzentration, als auch durch eine Aenderung in ihrer qualitativen Zusammensetzung beeinflußt werden kann.

Läßt man eine Puppe gefrieren, so erstarren nicht alle Säfte auf einmal (analoge Erscheinungen an ausgebildeten Insekten s. Referat p. 12), sondern entsprechend einer jeden Minus-Temperatur nur immer ein entsprechender Prozentsatz, für dessen Größe auch die Dauer der Kälteeinwirkung von Bedeutung ist. Die erste Hälfte der Säfte gefriert rascher als die zweite, die nur sehr langsam erstarrt. Außerdem hängt die gefrorene Säftemenge auch vom Säftekoefficienten ab; je größer er ist, desto geringer die gefrorene Säftemenge, gleiche Temperatur vorausgesetzt. Die wässerigen Puppensäfte gefrieren vollständig bei ca. — 4,5°; die Anfangstemperatur ihres Gefrierens liegt etwas unter — 1°, wenn keine Unterkühlung (Referat p. 12) stattfinden würde.

Die mittlere Schmelzwärme der Puppensäfte beträgt bei Deilephila euphorbiae 57 Kal., bei Saturnia spini 67 Kal. nach dem ersten Ueberwintern, 64,3 nach dem zweiten, 60,1 nach dem dritten und 57,0 kurz vor dem Ausschlüpfen. Sie nimmt also mit jedem weiteren Ueberwintern ab, was in erster Linie durch die Wasserabnahme in den Säften zu erklären ist. Ein ganz analoges Verhalten zeigt auch der Säftekoefficient. Ferner ist die mittlere Schmelzwärme der Puppensäfte umso geringer, je weiter die gegebenen Puppen in ihrer Entwickelung fortgeschritten sind.

Aus all diesen physikalischen Beobachtungen geht hervor, daß die Puppen in der Winterruhe viel schwerer gefrieren als im Frühjahr und daß sie bei fortgesetzten Ueberwinterungen immer mehr der Gefahr des Durch- und Durchgefrierens und der Erreichung des toten Punktes ausgesetzt sind. Deshalb scheint die Zahl der möglichen Ueberwinterungen eine begrenzte zu sein, ebenso wäre zu erwarten, daß die

Zahl der Ueberwinterungen von Süden nach Norden abnehmen muß, wofür manche Beobachtungen sprechen. Ferner kann man auf Grund dieser Thatsachen auch verstehen, warum Erebien und Satyrusarten im Hochgebirge nicht als Puppen, sondern als Raupen überwintern. Da die Raupen in ihren Säften mehr Wasser enthalten als die Puppen, so müssen die Raupen auch gegen Kälte widerstandsfähiger sein, weil die Erstarrungswärme des Wassers 80 Kalorien beträgt.

Für die Physiologie wäre es nur interessant, zu erfahren, ob auch bei höheren Tieren ähnliche Schutzmittel gegen Kälte vorhanden sind, die gewiß als funktionelle Anpassungen erworben worden sind. Namentlich für die Winterschläfer wären solche Schutzmittel gegen die Kältewirkung von hervorragender Bedeutung. Für die Pflanzen der arktischen Gegenden hat man ein Schutzmittel gegen die Kälte in einer Erhöhung der Molekularkonzentration ihrer Säfte angenommen, wodurch eine entsprechende Erniedrigung ihres Gefrierpunktes eintreten würde. Wir sehen hier zwischen Tier und Pflanze einen ganz verschiedenen regulatorischen Vorgang, der aber denselben Effekt bei beiden hervorbringt. R. F. Fuchs (Erlangen).

Friedenthal, Hans, a) Ueber die bei der Resorption der Nahrung in Betracht kommenden Kräfte. II. Teil. Bedürfen Stoffe, um resorbierbar zu werden, der Ueberführung in wasserlösliche Form? (Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1901.)

b) Ueber die Resorption wasserunlöslicher Substanzen. (Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 87, 1901.)

In einer früheren Mitteilung hat der Autor zu zeigen versucht, daß die Aehnlichkeit des Stofftransportes durch semipermeable Membranen mit den Vorgängen bei der Resorption im Darme eine sehr geringe ist. Eine gewisse Aehnlichkeit zeigen zwar die Affinitäten der Darmwand und Gelatinemembranen gegen wasserlösliche Substanzen, wie Salze, Farbstoffe, Eiweißkörper, dagegen sind sie von verschiedenem Verhalten gegen Fette und deren Spaltungsprodukte. Die neuen Untersuchungen Friedenthal's zeigten, daß Oelsäure wie alle fettlösenden Substanzen in die roten Blutscheiben eindringt und sie rasch zerstört. Dabei handelt es sich nicht um eine Säurewirkung (Vermehrung der H-Ionen im Blute), sondern diese Erscheinung wird mit der Lösung des Lecithins in ursächlichen Zusammenhang gebracht. Der wasserlösliche Milchzucker vermag hingegen nicht in die Blutkörperchen einzudringen. Die Impermeabilität der roten Blutscheiben gegen verschiedene Zuckerlösungen ist schon lange bekannt aus den von Friedenthal nicht erwähnten Untersuchungen Hedin's und Hammarsten's. Für die Pflanzenzellen wurde ein ähnliches Verhalten gegen Zucker von Pfeffer und gegen Fettsäuren von R. H. Schmidt nachgewiesen. Friedenthal untersucht nun die Aufnahmefähigkeit der Großhirnrindenzellen für Oelsäure (s. Original) und kommt zu dem Ergebnis, daß die Oelsäure unverseift resorbiert wird. Ebenso wird die Oelsäure von der Peritonealhöhle und von den Darmepithelien unverseift (Rotfärbung mit Alkanna) resorbiert. Die fettlösenden Substanzen Aether, Chloroform,

Benzin, Petroläther vermögen ebenso wie Oelsäure die Darmschleimhaut zu durchdringen, während Milchzucker weder die lebenden, noch die durch Fluornatrium gelähmten Darmepithelien zu durchwandern vermag. Alles untersuchte tierische und pflanzliche Protoplasma zeichnet sich durch seine Affinität zu fettlösenden Stoffen und durch eine, wenn auch nicht absolute Impermeabilität gegen Zuckerarten aus. Diese Ergebnisse erklärt FRIEDENTHAL auf Grund der BÜTSCHLI'schen Hypothese vom Bau des Protoplasmas als eines schaumartigen Wabenwerkes lecithinhaltiger Substanz, deren Hohlräume von einer kolloidalen wässerigen Lösung erfüllt sind. Eine Stütze findet diese Anschauung darin, daß alle Fettlösungsmittel allgemeine Protoplasmagifte darstellen, ferner darin, daß nach HANS MEYER und OVERTON fettlösende Stoffe narkotisch wirken, und daß nach JENSEN dem Plasma die Oberflächenspannung einer fettartigen Substanz zukommt. Für die Resorption im Darme ist also nicht die Wasserlöslichkeit, sondern die Protoplasmalöslichkeit ausschlaggebend, zwei Eigenschaften, welche keineswegs identisch sind. Für die Erklärung der Resorptionsfähigkeit des Traubenzuckers und der Endprodukte der Eiweißspaltung türmen sich dadurch neue Schwierigkeiten auf, die sich zur Zeit noch gar nicht überblicken lassen.

Leider erfahren wir aus FRIEDENTHAL's Versuchen nichts über den Zustand der Darmschleimhaut, an welcher experimentiert wurde. Es wäre vielleicht möglich, daß sie durch die Vorbereitungen zum Experimente Ernährungsstörungen erlitten haben könnte, so daß eine schwer geschädigte oder gar schon abgestorbene Schleimhaut vorlag, da erfahrungsgemäß gerade das Darmepithel sehr leicht sich abstößt oder verändert. Wäre das der Fall gewesen, dann könnte man sich nicht wundern, daß der Darm ein übereinstimmendes Verhalten mit den roten Blutkörperchen zeigte, denn auch diese können nach ihrer Entfernung aus dem Körper nicht mehr als vollwertige lebende Zellen oder Zellbestandteile angesehen werden. Es würde eben das lebende Protoplasma sich gegen Zuckerlösungen anders verhalten als das tote, wie die Zuckerresorption im lebenden normalen Darme lehrt.

Im Anschlusse an die vorerwähnten Versuche hat FRIEDENTHAL die Resorbierbarkeit des metallischen Quecksilbers studiert. Sowohl vom Magen-Darmkanal wie von der Peritonealhöhle aus fand Hg-Resorption statt, denn die Tiere starben unter typischen Hg-Vergiftungsbefunden. Da die PAYER'schen Plaques stark geschwollen waren, so schließt FRIEDENTHAL, daß die Leukocyten bei der Verschleppung des Hg durch den Körper mitbeteiligt waren, wofür auch die starke Diapedese von Leukocyten (richtiger Emigration) nach Hg-Injektionen sprechen soll. Damit die Vergiftung durch das aufgenommene Hg zustande kommen kann, muß es erst ionisiert werden; dieser Vorgang soll nach FRIEDENTHAL's Meinung mit großer Wahrscheinlichkeit im Leukocytenprotoplasma sich abspielen. Die Löslichkeit des Hg in fettigen Stoffen hält FRIEDENTHAL für nicht ausreichend zur Erklärung des Vergiftungstodes, weil das in Aether oder Oel gelöste Hg nicht durch die üblichen Hg^{+}-Ion-Reaktionen nachweisbar ist, also nicht ionisiert ist. Gegen F.'s Hypothese ist zu erwägen, daß einmal dampfförmiges Hg ionisiert ist; ferner wissen wir aber durch die aus-

gezeichneten Untersuchungen C. PAAL's (Berichte der deutsch. chem. Ges., Jg. XXXV, 1902), daß Metalle in Eiweißlösungen als kolloidale Sole gelöst sein können. Wie aber die kolloidalen Metallsole auf lebendes Protoplasma wirken und ob sie resorbierbar sind, sind noch ganz unbekannte Dinge, welche in erster Linie feststehen müßten, bevor man eine Ionisation des Hg im Leukocytenkörper anzunehmen berechtigt ist. Ich selbst habe Untersuchungen über die Resorbierbarkeit der kolloidalen Metalle bereits in Angriff genommen.

R. F. FUCHS (Erlangen).

Dr. Otto von Fürth, Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere. XIV+670 pp. Jena, G. Fischer, 1903.

Das Buch, welches eine staunenswerte Fülle von Einzelbeobachtungen über den Chemismus der niederen Tiere bringt, will die chemischen Thatsachen, soweit sie sich auf diese beziehen, mit möglichster Vollständigkeit zusammenstellen. Diese Absicht hat der Verf. mit einer Gründlichkeit verwirklicht, die unsere Bewunderung erregen muß. Bei der Ueberfülle von Publikationsorganen im allgemeinen ist absolute Vollständigkeit ein Ding der Unmöglichkeit; dazu kommt in diesem Fall noch die besondere Schwierigkeit, daß Vertreter der verschiedensten Disciplinen (Physiologen, Zoologen, Forschungsreisende, Chemiker, Pharmakologen u. a.) oft an den entlegensten Stellen einschlägige Beobachtungen mitgeteilt haben. Auch der Umstand, daß die vergleichende Physiologie von ausländischen Biologen (Engländern, Amerikanern, Franzosen) wesentlich mehr bearbeitet ist als von deutschen Autoren, muß die Arbeit erheblich erschwert haben, zumal da der Verf. mit Recht betont, daß ein Zurückgehen auf die Originalarbeiten für die vorliegende Litteraturarbeit unerläßlich war. — Ein so groß angelegtes Werk wird selbstverständlich hier und da Lücken und Mängel aufweisen; mir ist jedoch in den Gebieten, wo ich selbst die Litteratur genauer kenne, kein derartiger Mangel aufgestossen. Ich war erstaunt, wie selbst bis in die kleinsten Details hinein der vorhandene Stoff verarbeitet ist. Auch da, wo mir eine direkte Kontrolle auf Vollständigkeit und Exaktheit nicht möglich war, habe ich allgemein den Eindruck gewonnen, daß die Haupteigenschaft, die einem derartigen Buche Wert verleiht, nämlich die Zuverlässigkeit, in hohem Maße vorhanden ist.

Im Nachfolgenden sei zunächst die Anordnung des Werkes kurz skizziert.

Dem eigentlichen Buche vorausgeschickt ist ein „Chemische Vorbegriffe“ betitelter Abschnitt. In demselben werden auf 35 pp. dem chemisch nicht geschulten Leser in klarer, verständlicher Form die Grundbegriffe der Biochemie, von den einfachsten organischen Verbindungen bis zu den Eiweißkörpern fortschreitend, vorgeführt. Für den Zoologen und viele andere wird dieser Abschnitt hoch willkommen sein; aber auch der Physiolog vom Fach wird denselben mit Vergnügen durchblättern.

Eine kurze Skizzierung der wenigen an niedersten Organismen (Myxomyceten) gewonnenen Daten über die chemische Zusammen-

setzung des Protoplasmas bildet die Einleitung zum eigentlichen Buche. In diesem letzteren sind die verschiedenen Kapitel der Biochemie in der Weise vorgenommen, daß, von den einfachsten Organismen beginnend, stufenweise nach den Klassen des Tiersystems bis zu den höchst entwickelten wirbellosen Tieren aufsteigend, die einschlägigen Beobachtungen registriert werden. Wiederholungen des bei Klassen niederer organisierter Tiere Gesagten bei den höheren Klassen sind bei dieser Anordnung des Stoffes unvermeidlich. Andererseits erleichtert diese sich immer wiederholende feste Gliederung des ganzen Buches das Nachschlagen und Auffinden einzelner Beobachtungen außerordentlich. Ueberhaupt dürfte bei der Eigenartigkeit der zusammengestellten Litteratur (es handelt sich nicht um ein ausgebautes oder dem Ausbau nahes System, sondern um ein noch außerordentlich lückenhaftes, unvollkommenes Gebiet, dessen Einzelbeobachtungen sich nur in wenigen Fällen zu einem geschlossenen Ganzen verarbeiten lassen) eine andere Anordnung wenigstens zur Zeit nicht möglich sein.

Die einzelnen Abschnitte umfassen: 1) Das Blut; 2) Die Atmung; 3) Die Ernährung; 4) Die Exkretion; 5) Tierische Gifte; 6) Sekrete besonderer Art; 7) Die Muskeln; 8) Die Gerüstsubstanzen; 9) Die Farbstoffe der Gewebe; 10) Reservestoffe und Aschebestandteile; 11) Die Produkte der Sexualdrüsen; 12) Die chemischen Existenzbedingungen wirbelloser Tiere. Diese kurze Uebersicht zeigt schon die Reichhaltigkeit des in diesem Buche verarbeiteten Materials. Auf Einzelheiten in diesem Referate einzugehen, ist ebenso ein Ding der Unmöglichkeit, wie etwa ein Bericht über den Inhalt eines Konversationslexikons: vielmehr soll hier nur kurz die Art beschrieben werden, in der das überreiche vorhandene Beobachtungsmaterial verwertet wurde. Da, wie schon erwähnt, das Buch eine vollständige Zusammenstellung der vorhandenen Litteratur zum Hauptzweck hat, wird auf eine kritische Sichtung des vorliegenden Beobachtungsmaterials verzichtet und es werden nur die von den verschiedenen Autoren angestellten Beobachtungen und ausgesprochenen Meinungen referiert. Auch hat der Verf. es vermieden, aus der großen Zahl von Einzelbeobachtungen bestimmte Lehrgebäude zu konstruieren, was gewiß in vielen Fällen verlockender gewesen wäre, als die systematische Registrierung der Einzelbeobachtungen. Trotzdem muß anerkennend hervorgehoben werden, daß das Werk durchweg so geschrieben ist, daß die Lektüre desselben angenehm und anregend ist.

Aber nicht nur in dieser Beziehung hat sich v. Fürth bewußt und beabsichtigt (s. Vorrede) eine weise Beschränkung auferlegt, sondern auch noch in anderen Punkten. Die Morphologie ist nur flüchtig, soweit es unumgänglich notwendig war, berührt. Die Beziehungen der chemischen Daten zu den Lebenserscheinungen, die biologische Bedeutung derselben, ist nur hier und da hervorgehoben. So ist, um nur ein Beispiel herauszugreifen, in dem Kapitel, welches sich mit den Farbstoffen der Gewebe beschäftigt, die Frage nach der Bedeutung dieser Farbstoffe für das Leben der betreffenden Organismen, gewiß mit Absicht, kaum erwähnt. Auch in anderen Kapiteln, z. B. dem über tierische Gifte, Reservestoffe u. a. m., tritt dieselbe Be-

schränkung sofort zu Tage. Es ist daher der Titel des Buches entschieden zu weit gefaßt. Eine „vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere“ bietet das FÜRTH'sche Buch nicht und will sie auch nicht bieten. Der Herausgeber dieser Zeitschrift hat in der Einleitung, die er dem ersten Bande vorausgeschickt hat (p. 13), mit Recht hervorgehoben, daß „die vergleichende Physiologie eine Bearbeitung physiologischer Probleme nach der Methode der Vergleichung sein soll“. Gerade diese Vergleichung ist aber im FÜRTH'schen Buche mit voller Absicht unterlassen. Es soll damit nicht gesagt sein, daß das FÜRTH'sche Buch für die vergleichende Physiologie nicht von großer Bedeutung ist; denn wenn es die Aufgabe der vergleichenden Physiologie ist, die physiologischen Probleme an der Hand der geeigneten Objekte zu studieren, so muß eine Zusammenstellung, wie sie FÜRTH gegeben, von grundlegender Bedeutung sein. Es ist, wie VERWORN auch ausgeführt hat (l. c.), eine irrige Vorstellung, die heute so häufig mit dem Begriff der „vergleichenden Physiologie“ verknüpft ist, daß diese letztere in der Erforschung möglichst zahlreicher verschiedener Versuchsobjekte bestehe, sondern die Untersuchung der jeweilig geeigneten Versuchsobjekte ist das Ziel der vergleichenden Physiologie. Dieses Suchen nach dem geeigneten Versuchsobjekte, welches allein eine Vergleichung ermöglicht, ist aber dem blinden Zufall anheimgegeben, wenn man nicht in einem Buche, wie es FÜRTH jetzt dargeboten, sich Rat darüber holen kann, welche Beobachtungen früherer Autoren schon vorliegen. Das FÜRTH'sche Buch ist so recht geeignet, uns zu zeigen, wohin es führen muß, wenn immer wieder Einzelbeobachtungen auf Einzelbeobachtungen gehäuft werden, ohne daß dieselben in organische Beziehungen zu einander gebracht werden. Ein wahrer Wust von detaillierten Angaben liegt vor, und trotzdem ist es kaum möglich, irgend ein Problem der Physiologie an der Hand dieser Beobachtungen durch die verschiedenen Tierklassen zu verfolgen. KRUKENBERG, der der Litteratur eine ganz unglaubliche Menge von Einzelbeobachtungen einverleibt hat (die Vielheit ging bei KRUKENBERG auf Kosten der Gründlichkeit), kann als warnendes Beispiel dafür gelten, wie die vergleichende Physiologie nicht betrieben werden darf. Da es nun nicht angängig ist, den Augiasstall zu reinigen, indem man alles herauswirft, was darin enthalten ist — man würde dadurch vieles außerordentlich Wertvolle verlieren — so mußte ein Buch, wie das vorliegende, geschaffen werden, das einfach registriert, was vorhanden ist; nachdem dieses geschehen, wird eine Sichtung möglich und notwendig sein.

Noch aus einem anderen Grunde trifft der Titel nicht den Inhalt des Buches. Eine chemische Physiologie giebt es doch nur in dem Sinne, daß einzelne Funktionen des lebenden Organismus sich vorwiegend nach der chemischen Seite hin abspielen; daß also zu deren Erforschung hauptsächlich eine specialistisch chemische Vorbildung notwendig ist. Aber ebenso wie eine rein chemische Erforschung des Verdauungsprozesses nicht eine Physiologie der Verdauung zu liefern im stande wäre, sondern nur einen Baustein zu einer derartigen Physiologie liefern könnte, der sich erst mit anderen Bausteinen, die

durch histologische, physikalische Untersuchung etc. gewonnen, zu einem Gebäude vereinigen läßt, so ist eine Aufzählung aller chemischen Daten, die sich auf niedere Tiere beziehen, noch keine chemische Physiologie, sondern nur ein wichtiger, unentbehrlicher Baustein für eine solche. Ueberhaupt ist der Ausdruck „chemische Physiologie“, im Grunde genommen, eine contradictio in adjecto. Das Wesen der Lebenserscheinungen, wodurch dieselben sich von den Vorgängen der leblosen Natur unterscheiden, ist doch in dem komplizierten Ineinandergreifen physikalischer und chemischer Prozesse zu suchen. Eine einseitige Berücksichtigung des Chemismus der lebenden Organismen verdient daher nicht den Namen Physiologie.

Mit diesen Erörterungen soll der Wert des Fürth'schen Buches, das sich vielleicht besser „Chemie der niederen Tiere“ betitelt hätte, durchaus nicht herabgesetzt werden, sondern dieselben sollen zur Charakterisierung dessen dienen, was in dem Werke enthalten und nicht enthalten ist. Daß die Physiologie die vergleichende Methode, als befruchtendes Mittel in weit höherem Maße heranziehen muß, als es bis vor wenigen Jahren geschah [auch in den Anfangsstadien der modernen Physiologie hat ja die vergleichende Methode eine große Rolle gespielt (Johannes Müller)], diese Erkenntnis ringt sich immer mehr durch. Ein wesentliches Hemmnis war bis jetzt die Schwierigkeit, aus der großen Fülle des zur Verfügung stehenden Materials das Zweckmäßige herauszufinden. Hier hat Fürth einem dringenden Bedürfnisse abgeholfen. F. N. Schulz (Jena).

Preisaufgabe über die Erforschung der Natur des Fischgiftes und über die Mittel zur Bekämpfung desselben.

In Anbetracht der sich alljährlich wiederholenden Vergiftungsfälle durch Fischgift infolge des Genusses roher, stark gesalzener Fische und in Anbetracht des tödlichen Ausganges dieser Fälle hat das Kaspische Komitee füs Fisch- und Seehundsfang im Jahre 1886 in der Astrachanschen Filiale der Staatsbank 5000 Rubel niedergelegt zur Bildung einer Prämie für die Erforschung der Natur des Fischgiftes, für die Angabe von Mitteln zur Verhütung der Fische vor Ansteckung und zur Heilung der durch giftige Fische Erkrankten. Mit den angewachsenen Prozenten hat die erwähnte Summe gegenwärtig die Höhe von 7500 Rbl. erreicht.

Im November 1887 wurde mit Allerhöchster Genehmigung von Seiten der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften eine Preisaufgabe über die Natur des Fischgiftes und über die Mittel zur Bekämpfung desselben ausgeschrieben und seinerzeit zur allgemeinen Kenntnis gebracht. Da die Prämie bei der am 1. Januar 1894 angesetzten Preisbewerbung niemandem zuerkannt werden konnte, beschloß die Kaiserliche Akademie der Wissenschaften, in Uebereinkunft mit dem Ministerium der Landwirtschaft und Staatsdomänen, nochmals eine Preisbewerbung unter veränderten Bedingungen auszuschreiben.

Die Erforschung der Natur des Fischgiftes ist überhaupt eine verwickelte Aufgabe und mit großen technischen Schwierigkeiten verbunden, welche die Ausarbeitung einer Reihe selbständiger Fragen und specieller Untersuchungen erfordern.

In Anbetracht dessen werden die Forscher, die an der erwähnten, im Interesse des Volkswohles wichtigen Preisbewerbung teilzunehmen wünschen, aufgefordert, folgende Aufgaben zu lösen:

1) auf dem Wege genauer Versuche die Eigenschaften des Fischgiftes festzustellen;

2) den Einfluß des Fischgiftes auf die einzelnen Organne des tierischen Körpers, auf das centrale Nervensystem, das Herz, den Blutkreislauf und den Verdauungsapparat zu erforschen;

3) ein genaues Bild der durch die Vergiftung in den einzelnen Teilen des tierischen und menschlichen Körpers hervorgerufenen pathologischen Veränderungen zu entwerfen;

4) eine Beschreibung derjenigen Merkmale vorzustellen, an denen man einen das sogenannte Fischgift in sich tragenden Fisch von einem gesunden unterscheiden kann;

5) Mittel anzugeben, durch welche die Fische vor Infektion bewahrt werden könnten;

6) Gegengifte und überhaupt Mittel zur Bekämpfung der Vergiftung durch Fische anzugeben.

In den erwähnten Punkten sind nur die wichtigsten, der Lösung zu unterwerfenden Fragen angeführt; in Betreff der Einzelheiten wird

vom Verfasser gefordert, daß er sich bei allen Forschungen sowohl physiologischen, wie auch pathologischen, chemischen und bakteriologischen Charakters den jeweiligen Anforderungen der Wissenschaft anpasse und die neuesten Methoden in Anwendung bringe.

Dementsprechend kommen bei der Preisbewerbung folgende 3 Prämien zur Verteilung: eine große im Betrage von 5000 Rbl. und 2 kleine im Betrage von 1500 und 1000 Rbl.

Zur Erlangung der kleinen Prämien ist es hinreichend, wenn der Verfasser einen Teil der Aufgabe löst und seinen Beobachtungen hauptsächlich die Methode einer Wissenschaft — der Chemie, Physiologie oder Bakteriologie — zu Grunde legt.

Die große Prämie kann nur derjenigen Schrift zuerkannt werden, welche die Aufgabe über die Natur des Fischgiftes in ihrem ganzen Umfange löst.

Ferner wird zur Erlangung der großen Prämie gefordert, daß zugleich mit der Schrift auch der Giftstoff, sowie Zeichnungen und Präparate, die auf die Erforschung der Frage Bezug haben, vorgestellt werden.

Zur Bewerbung um die erwähnten Prämien werden sowohl russische, wie auch ausländische Gelehrte zugelassen. Die Schriften in russischer, lateinischer, französischer, englischer oder deutscher Sprache, als Manuskripte oder in gedruckter Form, müssen bis zum 1. Oktober 1903 im Ministerium der Landwirtschaft und Staatsdomänen eingereicht werden, welche hierauf seinerseits die eingelieferten Schriften einer Kommission zur Prüfung unterbreitet, die unter dem Präsidium des Vorsitzenden des Medizinischen Conseils des Ministeriums des Innern aus 2 von der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften ernannten Vertretern, aus 2 von der Militär-medizinischen Akademie ernannten Vertretern, ferner aus 2 von der Gesellschaft für Wahrung des Volkswohles ernannten Vertretern und endlich aus einem vom Ministerium der Landwirtschaft und Staatsdomänen ernannten Vertreter zusammengesetzt ist.

Ihren Bericht muß die Kommission bis zum 1. Januar 1904 dem Minister der Landwirtschaft und Staatsdomänen vorgestellt haben, der seinerseits auf Grundlage des Gutachtens der Kommission die Verfügung trifft, daß die Prämie denjenigen Verfassern zuerkannt werde, die eine befriedigende Bearbeitung der Frage vorgestellt haben.

Druckfehlerberichtigungen (Bd. II, Referate).

Seite 9, Abs. 1, Zeile 3 von unten soll es heißen „nicht zustande kommt“ statt „zustande kommt“.
„ 12, Zeile 1 fehlt die Klammer (vor „die Staubfäden“.
„ 12, Abs. 2, Zeile 7 soll es heißen „Aporia“ statt „Apoira“.
„ 13, Zeile 11 fehlt das Komma vor „während“ und „von“ fällt weg.
„ 13, „ 11 „ „ „ nach „Minute“.
„ 13, „ 22 „ „ „ „ „podalirius“.
„ 13, „ 27 „ „ „ „ „Maximum“.
„ 14, „ 1 „ „ „ „ „tiefer“.
„ 14, Abs. 2, Zeile 8 soll es heißen „Oxythyrea“ statt „Oxythynea“.

